Die Bedeutung des Centralnervensystems von *Hirudo medicinalis* für Locomotion und Raumorientierung

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät
der Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Erich Schlüter
aus Peckfitz (Kreis Gardelegen)

Marburg 1933

Die Bedeutung des Centralnervensystems von *Hirudo medicinalis* für Locomotion und Raumorientierung

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät
der Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Erich Schlüter
aus Peckfitz (Kreis Gardelegen)

Marburg 1933

Als Dissertation angenommen am 29. Juli 1932
Referent: Herr Prof. Dr. F. Alverdes
Tag der mündlichen Prüfung: 2. August 1932
Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie“
Abteilung A. Band 143, Seite 538—593. 1933
Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. in Leipzig

Die Bedeutung des Centralnervensystems von Hirudo medicinalis für Locomotion und Raumorientierung.

Inhaltsverzeichnis.

I. Einleitung S. 539. — II. Methodik S. 540. — III. Gehen S. 541. — 1. Beim intakten Tier S. 541. — 2. Nach beiderseitiger Entfernung des Oberschlundganglions S. 543. — 3. Nach Entfernung des Unterschlundganglions S. 544. — 4. Nach Entfernung des Analganglions S. 546. — 5. Nach einseitiger Entfernung des Oberschlundganglions S. 549. — 6. Nach einseitiger Durchtrennung des Schlundconnectivs S. 553. — 7. Nach einseitiger Entfernung der Augen S. 554. — 8. Nach Durchtrennung der Verbindung zwischen rechtem und linkem Oberschlundganglion S. 555. — 9. Nach Durchtrennung des Bauchmarkes S. 556. — IV. Schwimmen S. 557. — 1. Beim intakten Tier S. 557. — 2. Nach beiderseitiger Entfernung des Oberschlundganglions S. 562. — 3. Nach Entfernung des Unterschlundganglions S. 564. — 4. Nach einseitiger Entfernung des Oberschlundganglions S. 565. — 5. Nach einseitiger Durchtrennung des Schlundconnectivs S. 566. — 6. Nach einseitiger Entfernung der Augen S. 567. — 7. Nach Durchtrennung der Verbindung zwischen rechtem und linkem Oberschlundganglion S. 568. — 8. Nach Durchtrennung des Bauchmarkes S. 568. — 9. Nach Entfernung des Analganglions S. 571. — V. Lichtrückenreflex S. 572. — 1. Beim intakten Tier S. 572. — 2. Nach Entfernung der beiden ersten Augenpaare S. 576. — 3. Nach Entfernung der beiden ersten Augenpaare und der Oberschlundganglien S. 576. — 4. Nach Entfernung aller Augen und der Ober- und Unterschlundganglien S. 577. — VI. Umdrehbewegung S. 578. — 1. Beim intakten Tier S. 578. — 2. Nach beiderseitiger Entfernung des Oberschlundganglions S. 582. — 3. Nach Entfernung des Unterschlundganglions S. 584. — 4. Nach Durchtrennung der Verbindung zwischen rechtem und linkem Oberschlundganglion S. 585. — 5. Nach einseitiger Entfernung des Oberschlundganglions bzw. nach einseitiger Durchtrennung des Schlundconnectivs S. 586. — VII. Zusammenfassung S. 590. — Literatur S. 593.

I. Einleitung.

Die Anneliden wurden bisher viel weniger als z. B. die Arthropoden zu nervenphysiologischen Untersuchungen herangezogen. Das Interesse der älteren Autoren nahm vorwiegend die Frage nach der Bedeutung des Bauchmarkes für die Koordination während der Locomotion der Anneliden in Anspruch.

Loeb, Friedländer, Maxwell und Biedermann sind hier zu nennen, die verschiedene Vertreter der Anneliden vergleichend betrachteten. Die beiden erstgenannten Autoren machen betreffs *Hirudo* bezüglich der Koordination zwischen Vorder- und Hintertier nach Durchtrennung des Bauchmarkes keine eindeutigen Angaben; ein gewisser Grad der Koordination soll noch bestehen. Relativ früh schon finden sich Angaben der genannten und anderer Autoren, die die Funktion einzelner Ganglienpaare betreffen.

Steiner durchtrennte bei einigen Polychäten einseitig das Schlundconnectiv, beging aber in der Folge den Fehler, diesen Eingriff in seiner Bedeutung einer einseitigen Enthirnung gleichzusetzen.

Friedländer führte bei *Lumbricus* beiderseitige wie einseitige Entfernungen der Oberschlundganglien durch; das dorsale Erheben des Vorderendes nach ersterem Eingriff wagt er nicht endgültig auf die Schädigung des Centralnervensystems zurückzuführen. Erst Focke stellte diese Erscheinung als centralnervös bedingt sicher. Nach einseitiger Entfernung des Oberschlundganglions oder einseitiger Durchtrennung des Schlundconnectivs glaubte Friedländer eine Tendenz des Versuchstieres, zur intakten Seite abzuweichen, erkennen zu können, allein auch in diesem Falle sind seine Beobachtungen nicht eindeutig. Maxwell führte bei einigen Anneliden Entfernungen einzelner Ganglienpaare durch, bei *Hirudo* exstirpierte er nur das Unterschlundganglion. Da meine Befunde mit seinen Angaben in Widerspruch stehen, ergibt sich die Notwendigkeit, auf diese in späteren Abschnitten noch eingehen zu müssen. Eine weitere Arbeit, die *Hirudo* betrifft, liegt in den v. Uexküllschen Untersuchungen vor. Auf Grund von Beobachtungen intakter Egel und solcher, denen er das Vorderende weggeschnitten hatte, stellte er ein Schema auf, das das nervöse Geschehen während des Gehens wiedergeben sollte. Auf dieses Schema, das v. Buddenbrock in seinem »Grundriß der vergleichenden Physiologie« weiter ausgearbeitet wiedergibt, muß ich weiter unten genauer eingehen, da meine Befunde nicht immer mit den Angaben v. Uexkülls in Einklang zu bringen sind. 1931 veröffentlichte Janzen eine Arbeit über die allgemeine Nervenphysiologie der Oligochäten, in der er mehrere Arten vergleichenden Untersuchungen unterzieht; vor allem widmete er seine Aufmerksamkeit der Untersuchung des peripheren Nervensystems. Daneben beobachtete er auch das Verhalten nach der Exstirpation einzelner Ganglienpaare. Wesentlich im vorliegenden Zusammenhang ist, daß er bei seinen Untersuchungen auch Formen mit spannerartigem Gehen verwandte. Da er seine an diesen Formen erzielten Ergebnisse in Beziehung setzt zu den v. Uexküllschen Angaben betreffs *Hirudo*, muß ich auch auf die Janzensche Arbeit weiter unten noch eingehen.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. F. Alverdes, möchte ich auch an dieser Stelle für die Anregung zu dieser Arbeit und für seine ständige Anteilnahme während ihrer Ausführung danken.

II. Methodik.

Für meine Untersuchungen habe ich den medizinischen Blutegel (*Hirudo medicinalis*) verwandt. Ich hielt die Egel in einem größeren Gefäß, in dem sich nur wenig Wasser befand. Sie hingen meist mit dem hinteren Saugnapf an der Seitenwand festgesogen über dem Wasser. Letzteres wurde nach Bedarf erneuert. Die Tiere zu füttern, habe ich nur ein einziges Mal versucht, und zwar bot ich ihnen in einem Stück Darm frisches Rinderblut, das im Wasserbad auf annähernd 40° erwärmt worden war; doch kam ich von dem Gedanken, den Egeln Nahrung bieten zu sollen, deshalb wieder ab, weil die gefütterten Tiere im Zusammenhang mit den bald darauf an ihnen vorgenommenen Operationen ausnahmslos abstarben. Dies führte ich auf die von mir angewandte Form der Narkose zurück, bei der ich die Tiere 1 Stunde lang in 5%igen Alkohol legte. Wahrscheinlich übte der Alkohol eine zersetzende Wirkung auf das in ihrem Darm befindliche Blut aus, so daß es unverdaulich wurde. Ich habe daher des weiteren nur mit ungefütterten Tieren gearbeitet; denn bekanntlich kann *Hirudo* bis zu 2 Jahre ohne Nahrungsaufnahme leben. — War durch die oben angegebene Art der Narkose der Körper des Egels schlaff geworden, so wurde er durch sich überkreuzende Nadeln auf einer Wachsplatte festgeklemmt. Bei 20facher Vergrößerung wurde unter dem Binocular zuerst der Hautmuskelschlauch mit einem feinen Skalpell durchschnitten. Mit kurz und fein ausgezogenen Glasnadeln wurde dann das Gewebe gelöst, das die zu operierende oder zu entfernende Stelle des Centralnervensystems umgab, und schließlich geschah der betreffende Eingriff selbst. Nach der Operation brachte ich die Egel einzeln in flache Schalen von etwa 5 cm Radius, deren Boden mit feuchtem Fließpapier ausgelegt war. Ich setzte sie nicht in Wasser, um nach Möglichkeit Wundreize zu vermeiden. Nach 3—4 Tagen war die Wunde oberflächlich stets verschlossen. Auf der Ventralseite war sie nach Ablauf von 10 Tagen vollkommen verheilt, so daß man die Wundstelle mit bloßem Auge kaum noch erkennen konnte. Dagegen dauerte der Heilprozeß bei Wunden auf der dorsalen Seite bis zu 3 Wochen. Die Versuche wurden frühestens 1 Woche nach der Operation begonnen.

Schon vor der Operation wurde jedes Tier eingehend beobachtet, damit ein Vergleich zwischen seinem individuellen Verhalten vor und nach der Operation möglich war. Für jede Versuchsreihe wurden meist acht bis zehn Tiere verwandt. Asymmetrische Eingriffe wurden jedesmal bei der einen Hälfte der Tiere auf der einen, bei der anderen Hälfte auf der anderen Körperseite vorgenommen. Exstirpationen von Augen geschahen sowohl symmetrisch wie asymmetrisch. An Effectoren konnten Eingriffe nicht getätigt werden, da eine Durchtrennung bestimmter Muskelgruppen nur ungenau durchführbar ist. Um so mannigfacher waren die Eingriffe, die das Centralnervensystem betrafen. Rechtes und linkes Oberschlundganglion liegen weit voneinander entfernt, so daß sich die Commissur leicht durchschneiden läßt; ebenso läßt sich ein einzelnes Oberschlundganglion leicht exstirpieren. Dagegen ist eine einseitige Fortnahme des Unterschlundganglions nicht durchzuführen, da die Unterschlundganglienmasse aus mehreren Ganglien zu einem einheitlichen Gebilde verschmolzen ist. Deshalb wurde dieses letztere stets als Ganzes entfernt. Neben Bauchmarkdurchtrennungen, die in der Körpermitte, am Vorder- oder Hinterende geschahen, wurde auch das Analganglion exstirpiert. Dieses ist ebenfalls aus mehreren

Ganglien verschmolzen und innerviert den hinteren Saugnapf. Nach Beendigung der Versuche wurde der Erfolg der Eingriffe an Schnittpräparaten kontrolliert. Dabei konnte festgestellt werden, daß die operierte Stelle des Centralnervensystems nicht regeneriert war.

Alle Experimente fanden im verdunkelten Laboratorium statt. Die das Gehen und Schwimmen betreffenden Untersuchungen habe ich stets bei diffusem Oberlicht durchgeführt. Nur bezüglich des Lichtrückenreflexes und Umdrehens habe ich, wie das weiter unten im einzelnen zu ersehen ist, sowohl Ober- wie Unterlicht verwandt. Die Gehspuren der Abb. 1—5 habe ich sämtlich bei diffusem Oberlicht gewonnen. Unter die Glasplatte, auf der sich der Egel fortbewegte, hatte ich Pappe gebracht, die durch feine Linien in gleichgroße Felder geteilt war. Auf einem Bogen, der diese Felderung in 5 : 1 verkleinertem Maßstabe aufwies, zeichnete ich die beschriebene Bahn mit.

III. Das Gehen.

1. Beim intakten Tier.

Hirudo medicinalis verfügt bekanntlich über zwei Arten der Fortbewegung, das Schwimmen und das spannerartige Gehen. Ich behandele zunächst das Gehen, weil sich in der Literatur über diese Locomotionsform schon ausführlichere Angaben finden. Vor allem sind zu nennen die Untersuchungen Maxwells und v. Uexkülls. Mit den Angaben des letzteren Autors stimmen meine Ergebnisse nur teilweise überein, und von den Befunden Maxwells weichen sie sogar erheblich ab.

Bringt man einen intakten Egel auf eine feuchte Glasplatte, dann saugt er sich mit dem hinteren Saugnapfe sofort auf der Unterlage fest. Sehr bald beginnen sich am Vorderende die Ringmuskeln zu kontrahieren, und dieses Körperende wird dadurch in die Länge gestreckt. Die Ringmuskelkontraktion schreitet langsam nach hinten fort. Da der hintere Saugnapf auf der Unterlage festgeheftet bleibt, so wird das Vorderende vorwärts geschoben. Nach mehr oder weniger kurzem Verweilen in dieser Lage kontrahieren sich die Längsmuskeln, dadurch wird das Vorderende wieder in seine Anfangslage zurückgezogen. Bald aber pflegt am Vorderende erneut eine Ringmuskelkontraktion einzusetzen. Das Vorderende wird wiederum vorgeschoben, allerdings im allgemeinen jetzt in einer anderen Richtung. Überdies kann während des Vorschiebens das Vorderende Schwenkungen von wechselndem Umfange nach rechts und links ausführen. Auf diese Weise wird die Glasplatte in einem gewissen Umkreise abgetastet; man darf daher diese Bewegungen als Suchbewegungen bezeichnen. Nachdem solche von Seiten des Tieres längere Zeit hindurch ausgeführt sind, saugt sich schließlich nach vollständiger Streckung des Tieres der Mundsaugnapf auf der Unterlage fest. Der hintere Saugnapf läßt dann los, und die Längsmuskeln kontrahieren sich; der ganze Körper wird dabei nach vorn gezogen. Schließlich hebt sich der Körper von der Unterlage ab und wölbt

sich nach aufwärts, so daß der hintere Saugnapf unmittelbar hinter den vorderen auf die Glasplatte niedergesetzt werden kann. Morphologisch steht diese Hochwölbung des Wurmkörpers damit in Zusammenhang, daß die Längsmuskeln auf der Ventralseite stärker ausgebildet sind als auf der dorsalen Seite. Dieser Vorgang des Hochwölbens läßt sich in folgender Weise an einem Modell nachahmen. Klebt man zwei verschieden gedehnte Gummibänder aufeinander und läßt sie sich dann langsam kontrahieren, so rollen sie sich so ein, daß das weniger gedehnte und deshalb sich auch nicht so stark kontrahierende Band auf die konvexe Seite des entstehenden Bogens gelangt. Durch die Körperkrümmung wird bei *Hirudo* der hintere Saugnapf unmittelbar hinter den vorderen geführt und saugt sich dann dort fest. Jetzt löst sich der Mundsaugnapf von der Unterlage, eine neue Ringmuskelkontraktion setzt vorn ein und läuft langsam über den Körper nach hinten weiter. Dadurch wird das Vorderende, und zwar meist in derselben Richtung wie beim ersten Schritt, auf der Unterlage weitergeführt. Nach vollendeter Körperstreckung saugt sich der Mundsaugnapf wieder fest. Während des Gehens ist also stets einer der beiden Saugnäpfe auf der Unterlage festgesogen. Gelegentlich schaltet das Tier während des Gehens einige Suchbewegungen ein, meist aber schreitet der Egel ohne jede Suchbewegung und unter Beibehaltung der anfangs eingeschlagenen Richtung weiter, bis er an den Rand des Versuchsfeldes gelangt.

Auf Grund derartiger Beobachtungen stellte v. Uexküll ein Schema auf, das das centralnervöse Geschehen während des Gehens wiedergeben soll. Da nach Festsaugen eines Saugnapfes stets der andere losläßt und eine Kontraktion eines der beiden Muskelsysteme einsetzt, schloß v. Uexküll, daß durch das Festheften des Mundsaugnapfes in den Kopfganglien eine Erregung entstehe, die Erschlaffung der Ringmuskeln und Loslassen des hinteren Saugnapfes bewirke, und daß gleichzeitig an die Längsmuskeln ein Impuls ergehe, der dort eine Kontraktion auslöse. Umgekehrt sollte zu den vorderen Ganglien bei Festheften des hinteren Saugnapfes eine Erregung gelangen, die Loslassen des Mundsaugnapfes bewirke. Zu der Ringmuskulatur sollten Erregungen allein auf dem Umwege über die Kopfganglien laufen können. Zu dieser Annahme kam v. Uexküll durch Beobachtung von Tieren, denen er das Vorderende weggeschnitten hatte. Diese sollen nach Köpfung nicht mehr gehen können. Ist das von Uexküllsche Schema richtig, so darf aber auch nach Köpfung der hintere Saugnapf nicht mehr von der Unterlage loslassen, sobald er einmal festgesogen ist, denn es müßten ja die von den vorderen Ganglien ausgehenden Impulse fehlen. Ebenso dürfte der Mundsaugnapf niemals loslassen, sobald der hintere Saugnapf entfernt ist, ein Eingriff, der auch durch v. Uexküll ausgeführt wurde. Jedoch gibt er von einem derartigen Operationsergebnis nichts an, auch wurde durch ihn die Rolle von Ober- und Unterschlundganglien nicht getrennt berücksichtigt. Dies alles ließ eine Nachuntersuchung wünschenswert erscheinen.

2. Nach beiderseitiger Entfernung des Oberschlundganglions.

Bei mehreren Exemplaren wurde das Oberschlundganglienpaar entfernt. Sobald sich die Egel von der Narkose erholt hatten, fielen sie durch ihre große Unruhe auf. Sie befanden sich in ihren Schalen meist in lebhafter Bewegung. Wenn sie zur Ruhe kamen, lagen sie der Seitenwand der Schale dicht an. Brachte ich sie auf eine feuchte Glasplatte, so zeigten sie eine starke Erregbarkeit. Lebhafte, schlagende Bewegung war die Antwort auf jede Berührung. Nach kurzer Zeit legte sich ihre anfänglich große Unruhe, und ihre Bewegungen wurden weniger heftig. Jetzt sog sich der hintere Saugnapf auf der Unterlage fest, es setzten lebhafte Suchbewegungen ein. Niemals konnte beobachtet werden, daß der Egel auf der Glasplatte in Ruhe liegen blieb. Bei den Suchbewegungen war bemerkenswert, daß bei Streckung des Vorderendes dieses von der Unterlage erhoben wurde, so daß es Suchbewegungen frei in die Luft hinaus ausführte.

Denselben Operationserfolg hatte schon Friedländer bei *Lumbricus* festgestellt. Er wagte es aber trotz variierter Kontrollversuche nicht, das Centralnervensystem für diese Haltung verantwortlich zu machen, vielmehr ließ er noch die Möglichkeit zu, eine Schädigung des Hautmuskelschlauches zur Erklärung heranzuziehen. Erst Focke gelang es, bei *Lumbricus* das Erheben des Vorderendes nach Exstirpation des Oberschlundganglienpaares als centralnervös bedingt sicherzustellen. Janzen konnte das gleiche für einige limicole Oligochäten nachweisen.

So habe ich kein Bedenken, auch bei *Hirudo* das Erheben des Vorderendes auf das Centralnervensystem zurückzuführen, und da diese Erscheinung nach Entfernung des Unterschlundganglions wieder verschwindet, so müssen im letzteren jene Impulse ihren Ursprung nehmen, die dieses dorsale Erheben des Vorderendes bewirken.

Wie schon gesagt, sind bei dem des Oberschlundganglienpaares beraubten Tiere die Suchbewegungen erheblich lebhafter geworden; und auch die Ausschläge nach rechts und nach links sind bedeutend größer. Erst nach längerem Suchen pflegt sich schließlich der Mundsaugnapf auf der Unterlage festzuheften. Das nun einsetzende Gehen läuft in prinzipiell derselben Form ab wie beim intakten Tier. Der ursprüngliche Gehmodus als solcher ist also noch erhalten. Ein Unterschied gegenüber dem intakten Tier besteht aber darin, daß jede einzelne Muskelkontraktion schneller erfolgt und die Schritte selbst dadurch rascher geworden sind. Unter Beibehaltung der anfangs eingeschlagenen Richtung pflegt der Egel flott weiterzuschreiten.

Diese Lebhaftigkeit, die bei allen Bewegungen zu beobachten ist, muß man zurückführen auf das Fehlen der hemmenden Wirkung des

Oberschlundganglienpaares. Daß am intakten Tier eine solche von den genannten Ganglien ausgeht, ließ sich durch später zu schildernde Versuche erhärten. Im übrigen ist eine derart hemmende Funktion ja auch schon für viele Crustaceen und Insekten festgestellt worden. Lebhafte Bewegungen kommen bisweilen auch am intakten Egel zur Beobachtung; nach Entfernung des Unterschlundganglienpaares ist aber diese Lebhaftigkeit zu einer Art Dauerzustand geworden. Man darf also einerseits von einem enthemmten Ablauf der Bewegungen sprechen, andererseits kann man in der Einschränkung der Fähigkeit, die Lebhaftigkeit der Bewegungen zu modifizieren, einen Fortfall der regulierenden Wirkung des genannten Ganglienpaares sehen. Die Frage, inwieweit die auf Einsetzen und Sistieren der Gehbewegung bezogene Spontaneität etwa beeinträchtigt war, ließ sich deshalb schwer entscheiden, weil das Tier während der Versuche kaum je zur Ruhe kam; doch schien es so, als könne der Egel auch jetzt noch spontan das Schreiten anfangen oder beendigen.

3. Nach Entfernung des Unterschlundganglions.

Das Unterschlundganglion wie auch das Analganglion nehmen rein anatomisch eine Sonderstellung ein, denn sie sind durch Verschmelzung mehrerer Ganglien entstanden. Diese Tatsache unterscheidet sie von vornherein von den übrigen Bauchmarkganglien. Wenn ich im folgenden die Bezeichnung »Unterschlundganglion« gebrauche, so meine ich damit stets den ganzen Komplex der in Frage kommenden vier miteinander verschmolzenen Ganglienpaare.

Erst an Tieren, denen das Unterschlundganglion entfernt worden ist, lassen sich die v. Uexküllschen Angaben nachprüfen. Allerdings ist zu bedenken, daß die von dem genannten Autor und die von mir angewandte Operationsmethode sehr verschieden ist. Wenn v. Uexküll mit einer Schere das Vorderende abschneidet, um die vorderen Ganglienpaare zu entfernen, so ist dies als eine grobe Methode zu bezeichnen. Denn es entsteht eine große Wundfläche, und da v. Uexküll seine Versuche zum Teil im Aquarium anstellte, muß ein Wundreiz wirksam gewesen sein, der möglicherweise das Verhalten des Egels entscheidend beeinflußte. Ich habe zu meinen Versuchen das Unterschlundganglion von der Bauchseite her entfernt. Hierdurch geriet das noch vorhandene Oberschlundganglienpaar außer Zusammenhang mit dem übrigen Centralnervensystem. Nach ungefähr 10 Tagen war die Wunde so gut verheilt, daß man mit bloßem Auge die Wundstelle nicht mehr erkennen konnte. Zu diesem Zeitpunkt kann also ein Wundreiz nicht mehr vorhanden gewesen sein.

Nach der Operation lagen die Egel vollkommen unbeweglich in ihren Schalen. Diese auffallende Ruhe war nicht etwa nur eine Folge der Narkose, denn sie dauerte auch die ganze folgende Zeit hindurch an. Sie war also durch die Exstirpation des Unterschlundganglions bedingt. Viele Tage hindurch lagen die Egel in ihren Schalen ohne jede

Bewegung an ein und derselben Stelle. Auch wenn ich sie mehrere Stunden hindurch unablässig beobachtete, konnte ich niemals auch nur die geringste Muskelkontraktion feststellen. Hob ich die Egel zu den Versuchen aus ihrer Schale, so reagierten sie auf diese Berührung nur wenig. Einige Längs- und Ringmuskelkontraktionen lösten einander ab, ohne eine Vorwärtsbewegung herbeizuführen; dann lag der Egel wieder vollkommen ruhig. Bei intakten Egeln setzten unter den gleichen Bedingungen stets Suchbewegungen ein, die von einem Schreiten gefolgt wurden. Die von den operierten Egeln ausgeführten schwachen Muskelkontraktionen sind danach als lokale Reaktionen auf Berührungsreize aufzufassen. Es kommen bei diesen Tieren also nicht mehr jene Impulse zustande, die normalerweise die Progressivbewegungen bewirken. Solche Impulse müssen also im Unterschlundganglion ihren Ursprung nehmen bzw. über dieses geleitet werden. Danach wäre dieses Ganglion als Erregungscentrum für die Gehbewegungen anzusehen.

In dieser Auffassung befinde ich mich insofern mit v. Uexküll in Übereinstimmung, als dieser Autor nach Wegschneiden des Vorderendes kein Gehen mehr beobachtet hat. Ob auch rein spontane Erregungen vom Unterschlundganglion ausgehen, möchte ich nicht entscheiden. Loeb will bei isolierten Hinterenden noch spontane Bewegungen beobachtet haben. Wie aber seinen Ausführungen zu entnehmen ist, hat er seine Beobachtungen an Tieren gewonnen, die sich im Aquarium befanden. Es wäre also durchaus die Möglichkeit vorhanden, daß der Wundreiz die Bewegung ausgelöst hat.

An meinen Exemplaren, bei denen kein Wundreiz wirksam sein konnte, habe ich dagegen nicht ein einziges Mal spontane Progressivbewegungen beobachten können. Selbst auf schwächere Berührungsreize antworteten die Egel, wie erwähnt, nur mit lokalen Muskelkontraktionen. Erst sehr starke und mehrmals wiederholte Berührung vermochte Fortbewegung auszulösen. Hieraus geht hervor, daß das Unterschlundganglion nicht sozusagen das Monopol für das Hervorrufen der Gehbewegung besitzt, vielmehr kann unter dem Einfluß starker Reize eine Gehbewegung auch vom Bauchmark aus herbeigeführt werden. Es setzte nach starker Reizung wie beim intakten Egel eine Ringmuskelkontraktion am Vorderende ein, dasselbe wurde ohne jede Suchbewegung in jener Richtung vorgeschoben, in der es zufällig lag. Nach Streckung wurde der Mundsaugnapf auf die Unterlage gepreßt, er konnte sich aber — wie weiter unten noch genauer auszuführen sein wird — auf Grund des Fehlens des Unterschlundganglions nicht mehr festsaugen. Infolgedessen glitt das Vorderende bei der nun nach Loslassen des hinteren Saugnapfes erfolgenden Längsmuskelkontraktion ein wenig nach rückwärts.

Dieser Befund steht in vollem Widerspruch zu einer Angabe Maxwells. Dieser Autor gibt an, daß sich Egel nach Entfernung des Unterschlundganglions wohl in den ersten Tagen nach der Operation mit dem Mundsaugnapf nicht mehr festsogen, jedoch sollten sie nach einigen Tagen dazu wieder imstande sein. Anatomisch begründete er seinen Befund damit, daß nach Caskill das Oberschlundganglienpaar den Mundsaugnapf innerviere. Die Arbeit Caskills war zu jenem Zeitpunkt allerdings noch nicht veröffentlicht, Maxwells Kenntnis hierüber beruhte nur auf einer privaten Mitteilung. Nach späteren Untersuchungen — es ist vor allem die Arbeit von Livanow zu erwähnen — wird dagegen der Mundsaugnapf vom Unterschlundganglion innerviert, während die Oberschlundganglien nur das Prostomium versorgen.

Mit diesen Angaben stimmen meine Beobachtungen überein, die ich nach Entfernung des Unterschlundganglions anstellte. So ist die Saugnapfregion vollkommen unempfindlich gegen mechanische oder durch Auflegen eines Salzkristalles gesetzte chemische Reize. Besonders letztere lösen sonst immer sehr lebhafte Bewegungen des Gesamttieres aus. Weiter ist beim Schwimmen des operierten Tieres zu beobachten, daß die vordere Körperspitze ihre rundliche Form beibehält und sich an der Abplattung des übrigen Körpers nicht mehr beteiligt. Es ist deshalb auch verständlich, daß sich der Egel mit dem Mundsaugnapf nicht mehr festsaugen kann. Während der ganzen Beobachtungszeit, die mindestens $^1/_4$ Jahr und teilweise noch länger währte, habe ich bei keinem meiner des Unterschlundganglions beraubten Exemplare ein Festsaugen des Mundsaugnapfes beobachten können. Wie aber sind die Angaben Maxwells möglich gewesen? Wahrscheinlich ist er einer Täuschung unterlegen. Wie ich weiter oben schon ausführte, konnte ich die Egel durch starke Reize noch zu Bewegungen veranlassen. Nach Körperstreckung wurde das Vorderende auf die Unterlage gepreßt. Daß der Mundsaugnapf aber nicht festgesogen war, konnte ich leicht feststellen, indem ich das Vorderende ohne Widerstand mit einem Spatel von der Unterlage emporhob. Man könnte einwenden, daß der Mundsaugnapf zunächst festgesogen gewesen sei und erst bei Berührung mit dem Spatel loslasse. Eindeutig konnte ich die Frage auf einer Glasplatte bei Beobachtung des Egels von unten her entscheiden. Es ergab sich, daß der Mundsaugnapf niemals festgesogen war.

4. Nach Entfernung des Analganglions.

Die nächste Aufgabe war, zu prüfen, welche Bedeutung das Analganglion für das spannerartige Gehen besitzt.

Das durch v. Buddenbrock weiter ausgearbeitete v. Uexküllsche Schema schreibt ihm hierfür eine wichtige Rolle zu. v. Uexküll hatte bei Egeln den hinteren Saugnapf weggeschnitten und damit gleichzeitig das Analganglion ent-

fernt, doch gibt er in seiner Arbeit keine Schilderung vom Verhalten der Tiere nach dieser Operation. Ob er Beobachtungen und welche er vornahm, um sie bei Aufstellung seines Schemas zu verwenden, ist also nicht zu entscheiden. Es gab für mich zwei Möglichkeiten, das Analganglion auszuschalten. Entweder konnte das Bauchmark vor dem Analganglion durchtrennt werden, so daß letzteres nicht mehr im Zusammenhang mit dem übrigen Centralnervensystem stand, oder das Analganglion konnte operativ entfernt werden.

Nach Durchtrennung des Bauchmarkes vor dem Analganglion zeigte sich, daß der hintere Saugnapf sich gelegentlich noch festsog, jedoch nicht im Zusammenhang mit der Gehbewegung. So konnte er z. B., während der übrige Teil des Tieres vorwärts strebte, auf der Unterlage festgesogen bleiben und dadurch die Vorwärtsbewegung verhindern. Erst nach kräftigen Längsmuskelkontraktionen ließ er schließlich von der Unterlage los. Diese Beobachtungen weisen auf eine gewisse Selbständigkeit des Analganglions hin, wie sie auch Janzen für *Branchiobdella* nachwies. Daß aber, wie Janzen es für die genannte Form angibt, die koordinierte Zusammenarbeit des Analganglions mit dem übrigen Centralnervensystem durch das Unterschlundganglion gewährleistet werde, muß ich für *Hirudo* ablehnen. Im Gegenteil erscheint diese unmittelbar gesichert, da nach Entfernung des Unterschlundganglions — wenigstens nach starker Reizung — noch Progressivbewegung stattfinden kann. Auch nach einer in der Körpermitte erfolgten Durchtrennung des Bauchmarkes ist, allerdings selten, im Hintertier noch derselbe Reaktionsablauf zu beobachten. Es kann also eine koordinierte Tätigkeit des Analganglions mit dem übrigen Centralnervensystem nicht lediglich von Impulsen des Unterschlundganglions abhängen. Ebenso wie nach Durchtrennung vor dem Analganglion konnte nach Entfernung des letzteren beobachtet werden, daß die Tendenz, durch Gehen eine Locomotion auszuführen, beim Tier noch erhalten war. Sobald also nach voraufgehenden Suchbewegungen der Mundsaugnapf sich auf der Unterlage festgesogen hatte, geschah eine Längsmuskelkontraktion, die das Hochwölben des Körpers bewirkte. Hierdurch wurde wie sonst der hintere Saugnapf unmittelbar hinter den vorderen geführt. War das Bauchmark vor dem Analganglion durchtrennt, das letztere aber erhalten, so kam es gelegentlich vor, daß sich der hintere Saugnapf jetzt festsog; bei oberflächlicher Betrachtung hätte es so aussehen können, als habe der Eingriff überhaupt keine Störung verursacht. In den meisten Fällen allerdings — und zwar nach Entfernung des Analganglions stets — glitt das Hinterende wieder zurück. Das Tier konnte sich dann noch mehrmals kontrahieren und jedesmal versuchen, sich mit dem hinteren Saugnapfe festzuheften. Gelang dies nicht, so ließ schließlich auch

der Mundsaugnapf los, und in den vorderen Segmenten setzte Ringmuskelkontraktion ein. Was das Vordertier betrifft, so war also keine entscheidende Änderung gegenüber einem intakten Egel zu beobachten. Und auch eine nachfolgende Entfernung des Oberschlundganglienpaares brachte — abgesehen von einer erhöhten Lebhaftigkeit des Tieres — keine wesentliche Änderung. Wurde dann auch noch das Unterschlundganglion exstirpiert, so konnte sich der Egel mit keinem Saugnapfe mehr festsaugen, und außerdem lagen solche Tiere im ungereizten Zustande auf Grund des Fehlens des letztgenannten Ganglions völlig unbeweglich da; doch konnte wenigstens in einigen Fällen durch starke Reize ein Kriechen herbeigeführt werden, das sich ohne Benutzung der Saugnäpfe in ähnlicher Weise wie bei einem Oligochäten vollzog und auf rauher Unterlage, wie Pappe oder Sand, infolge genügenden Widerstandes eine relativ gute Fortbewegung gestattete.

Wie verhalten sich nun diese Befunde zu dem v. Uexküllschen Schema?

Ich lege den nachfolgenden Betrachtungen das durch v. Buddenbrock ausgearbeitete Schema zugrunde. Nach letzterem sollen vorderer und hinterer Saugnapf funktionell derart miteinander verbunden sein, daß Festsaugen des einen ein Loslassen des anderen bedingt und daß alternierend die Ring- und Längsmuskeln sich kontrahieren. Die Längsmuskeln sollen ihre Impulse von den Kopfganglien erhalten, während die Kontraktion der Ringmuskulatur unter Vermittlung der vorderen Ganglien durch Erregungen, die vom Analganglion herstammen, ausgelöst werden soll.

v. Uexküll hatte, wie ich schon ausführte, das Vorderende der Egel und damit die Kopfganglien weggeschnitten. Er gibt an, daß die Egel nur noch schwimmen, aber nicht mehr gehen konnten. Dies würde seinem Schema entsprechen. Dagegen konnte ich beobachten, daß nach Entfernung von Ober- und Unterschlundganglien das Gehen zwar stark herabgemindert war, aber nicht vollständig aufgehört hatte. Eine Übereinstimmung mit v. Uexküll kann ich hierin nicht sehen, denn ich führe diese Beeinträchtigung des Gehens auf ein Fehlen der sonst aus dem Unterschlundganglion stammenden Impulse zurück und fasse dieses Ganglion als ein Haupterregungscentrum für das Gehen auf, und außerdem vermochte nach starker Reizung auch das Bauchmark allein noch ein Gehen zu vermitteln. Wenn das durch v. Uexküll aufgestellte Schema richtig wäre, dürften Egel ohne Ober- und Unterschlundganglien oder solche ohne Analganglion kein Schreiten mehr zeigen. Denn im ersten Falle könnten jetzt keine Impulse mehr vom Analganglion unter Vermittlung der Kopfganglien zur Ringmuskulatur gelangen, und die Längsmuskeln dürften sich nicht mehr kontrahieren können, da die aus

den Kopfganglien stammenden Erregungen fehlen. Weiter dürfte keiner der beiden Saugnäpfe, sobald er sich auf der Unterlage festgesogen hat, wieder loslassen können, da die Perception tactiler Reize durch den anderen Saugnapf jetzt ausfällt. Mit dem v. Uexküllschen Schema ist ferner nicht in Einklang zu bringen, daß bei Fehlen der Kopfganglien die koordinierte Funktion von Analganglion und übrigem Centralnervensystem erhalten bleibt. Keine meiner Beobachtungen weist darauf hin, daß einem der beiden Schlundganglien solche Bedeutung zukommt, wie sie das v. Uexküllsche Schema für *Hirudo* verlangt und wie sie Janzen auch bei *Branchiobdella* annimmt. Darin, daß der hintere Saugnapf nach Entfernung des Unterschlundganglions lange auf der Unterlage festgesogen bleiben kann, sieht Janzen eine Übereinstimmung mit dem v. Uexküllschen Schema, also mit dem Verhalten von *Hirudo*, und zwar soll die Koordination des Analganglions mit dem übrigen Bauchmark durch Impulse des Unterschlundganglions gewährleistet werden. Dergleichen konnte ich für *Hirudo* nicht nachweisen. Wohl zeigen Beobachtungen an Tieren, denen die Verbindung zwischen rechtem und linkem Oberschlundganglion durchtrennt war, daß beim intakten Egel das Oberschlundganglienpaar das zeitgerechte Loslassen veranlaßt; im übrigen aber können solche Impulse auch im Bauchmark ihren Ursprung nehmen, wie Beobachtungen an Tieren ohne Unterschlundganglion zeigten. Nach Entfernung des Analganglions war die Koordination des Ober- bzw. Unterschlundganglions mit dem Bauchmark keineswegs gestört. Es entstehen also beim Festheften des einen Saugnapfes keine specifischen Erregungen, die ein Loslassen des anderen Saugnapfes und zugleich Kontraktion des funktionell zugehörigen Muskelsystems bewirken. Nichts spricht dagegen, daß der Impuls zum Festsaugen für den vorderen Saugnapf auch allein schon im Unterschlundganglion und für den hinteren Saugnapf im Analganglion seinen Ursprung nehmen kann.

5. Nach einseitiger Entfernung des Oberschlundganglions.

Es bestanden zwei Wege, auf denen man die Bedeutung der Oberschlundganglien erfassen konnte, und zwar zunächst durch seine beiderseitige Entfernung. Die Ergebnisse, die diese Methode lieferte, habe ich bereits näher behandelt. Es blieb weiterhin noch die andere Möglichkeit, diese Frage durch Beobachtung einseitig enthirnter Egel zu klären.

Die einseitige Exstirpation des Oberschlundganglions ließ von vornherein irgendwelche Asymmetrien im Verhalten erwarten. Es wurde bei 18 Tieren das rechte oder linke Oberschlundganglion entfernt. Schon in der Ruhelage ließen sie eine immer wiederkehrende Besonderheit

erkennen; denn ihr Körper wies meist eine Krümmung auf, bei der die operierte Seite die konvexe war. In dieser Weise gekrümmt lagen sie häufig der Seitenwand der runden Schalen an, so daß die operierte Seite diese berührte. Daß sie auch mit der intakten Seite die Schalenwand berührend zur Ruhe gekommen waren, konnte dagegen nur selten beobachtet werden. Weitere Asymmetrien im Verhalten traten bei den Suchbewegungen in Erscheinung. Sobald ich einen Egel zu Versuchen auf die feuchte Glasplatte brachte, setzten nach Festsaugen des hinteren Saugnapfes die bereits oben beschriebenen lebhaften Suchbewegungen ein. Bei letzteren wurde die intakte Seite in auffallender Weise bevorzugt, nicht nur, was die Häufigkeit der Bewegung nach dorthin, sondern auch, was die Größe der Ausschläge betrifft. Besonders während der ersten auf die Operation folgenden Zeit ließ sich auch noch eine weitere Eigentümlichkeit bei den Suchbewegungen beobachten. Das Vorderende wurde ein wenig gedreht, so daß die intakte Seite die Unterlage berührte. Diese Drehung um die Längsachse war in manchen Fällen mit einer schwachen dorsalen Erhebung des Vorderendes von der Unterlage verbunden. Diese Drehung war allerdings nach einer Zeit von 3 Wochen nur noch sehr selten zu beobachten und ging nach etwa 4 Wochen völlig verloren. Man kann sie vielleicht damit erklären, daß das Tier nur auf seiner beschädigten Seite das Bestreben zeigt, das Vorderende von der Unterlage zu erheben, während es mit seiner intakten Seite auf der Unterlage zu bleiben sucht, so daß als Ergebnis eine Drehung des Vorderendes herbeigeführt wird.

Besonders beim Gehen konnte eine starke Asymmetrie in Erscheinung treten, indem eine Kreisbewegung zur intakten Seite ausgeführt wurde. Zunächst kamen Suchbewegungen zustande, und zwar erfolgten sie vornehmlich zur intakten Seite hin. Schließlich sog sich der Mundsaugnapf fest. Während jenes Momentes, in dem beide Saugnäpfe gleichzeitig auf der Unterlage hafteten, war der Körper im Sinne einer Abweichung zur intakten Seite gekrümmt. Wie in der Ruhelage war also auch hier die operierte Körperseite konvex, die intakte konkav gekrümmt. Beim zweiten Schritt wurde dann das Vorderende im Sinne dieser bereits vorhandenen Krümmung vorgeschoben, und da sich dieser Vorgang bei den weiteren Schritten zu wiederholen pflegte, so konnte sich schließlich eine Spirale oder gar Kreisbahn ergeben (Abb. 1 und 2). Eine solche Tendenz zum Abweichen nach der intakten Seite blieb während der gesamten Beobachtungszeit, die bis zu 8 und 9 Wochen währte, unverändert erhalten. Der Grad der Abweichung war allerdings ständig Schwankungen unterworfen. Manchmal konnte die Bahn sehr stark

gekrümmt sein. So beobachtete ich z. B. bei einem Egel am 20. Tage nach der Operation, daß er innerhalb von 35 Minuten hintereinander

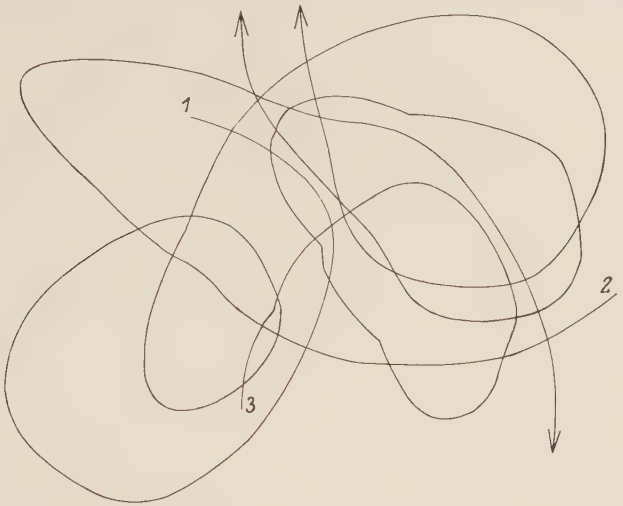

Abb. 1. Gehspur nach Exstirpation des linken Oberschlundganglions. (Sämtliche Spuren der Abb. 1—5 sind auf $^1/_7$ verkl.)

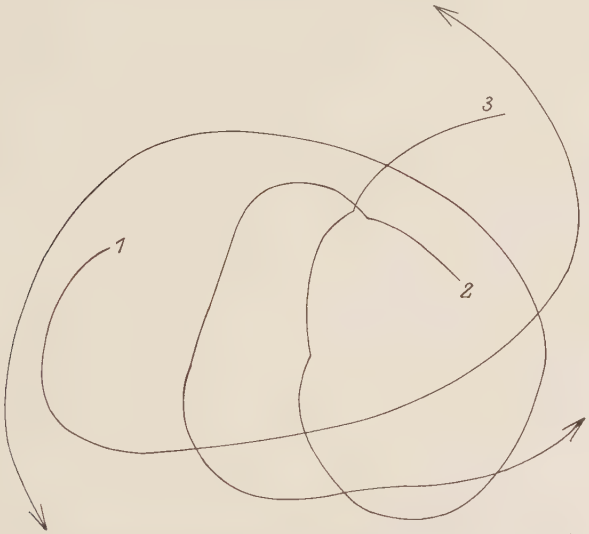

Abb. 2. Gehspur nach Exstirpation des rechten Oberschlundganglions.

sieben Kreise beschrieb, deren Radius zwischen 8 und 15 cm schwankte, ohne daß dabei der Egel auch nur ein einziges Mal an den Rand der 60 × 60 cm messenden Glasplatte gelangte. Daneben ließ sich von Zeit

zu Zeit beobachten, daß sich die Abweichung plötzlich stark verringerte und der Egel auf fast gerader Bahn sich fortbewegte. Vorübergehend hätte man sogar glauben können, die vorher beobachtete Einseitigkeit habe sich vollkommen ausgeglichen, denn es traten gelegentlich auch Abweichungen zur operierten Seite in Erscheinung. Ich habe, um derartiges zu zeigen, fünf Spuren in Abb. 3 wiedergegeben, die ich bei einem linksoperierten Tiere an zwei aufeinanderfolgenden Tagen beobachten konnte. Spur 1 zeigt eine starke Abweichung zur intakten Seite. Auch Spur 2 beginnt mit der gleichen Abweichung. Dann aber bewegt sich der Egel zur operierten Seite hinüber, wenn auch nicht in gleichem Maße wie vorher zur intakten. Das Ende der Spur 2 verläuft ähnlich wie Spur 3 und 4, von geringen Abweichungen abgesehen, gerade. Spur 5

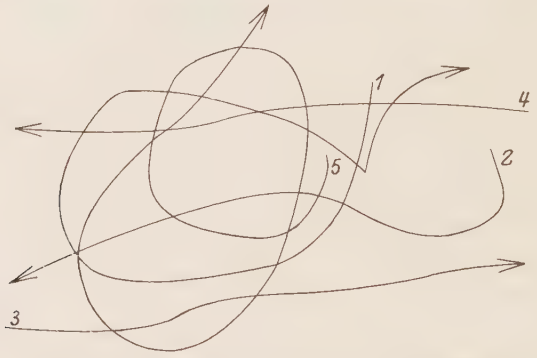

Abb. 3. Gehspur nach Exstirpation des linken Oberschlundganglions.

zeigt dann aber wieder ausgesprochene Rechtstendenz, d. h. also Abweichung zur intakten Seite; und sie wurde dann auch an den folgenden Tagen durch das Tier beibehalten. In Spur 2 haben wir es also mit einer vorübergehenden Abweichung zur operierten Seite zu tun, und zwar kam sie dadurch zustande, daß der Körper in dem Augenblick, in dem nach der Streckung beide Saugnäpfe auf der Unterlage hafteten, auch schon in diesem Sinne gekrümmt war. Hiervon sind Fälle zu unterscheiden, in denen die Bahn eine Knickung erfuhr. Spur 1 der Abb. 3 zeigt besonders deutlich einen solchen Knick. Weniger scharf tritt er zuweilen an den Spuren der Abb. 1 und 2 hervor. Diese Abknickung der Bahn ist mit dem gelegentlich auftretenden kontinuierlichen Abweichen zur operierten Seite nicht identisch. Denn beim Zurücklegen einer der hier genannten Bahnen, die eine Knickung aufweisen, war der Körper stets im Sinne einer Abweichung zur intakten Seite gekrümmt. Ein Knick war stets auf das Einsetzen von Suchbewegungen zurück-

zuführen, die das Vorderende zunächst in verschiedene Richtungen vorschoben; und wenn jetzt der Wurm seinen Weg in der bisher von seiner operierten Seite eingenommenen Richtung wieder aufnahm, so war damit ein Knick gegeben.

6. Nach einseitiger Durchtrennung des Schlundconnectivs.

Die Frage lag nahe, ob eine einseitige Durchschneidung des Schlundconnectivs die gleiche Wirkung auf das Gehen besitzt wie die einseitige Entfernung des Oberschlundganglions.

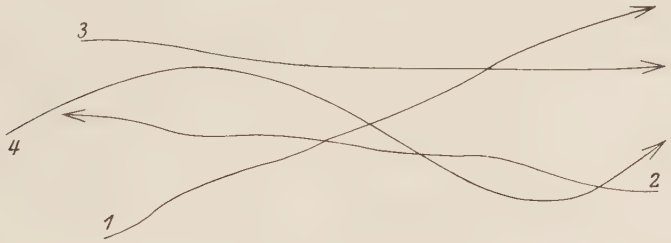

Abb. 4. Gehspur nach Durchtrennung des linken Schlundconnectivs.

Daher wurde mehreren Egeln das Schlundconnectiv der einen Seite durchtrennt. Die Egel zeigten nach diesem Eingriff in der Ruhelage nicht die bei einseitig enthirnten Tieren beobachtete Körperkrümmung. In

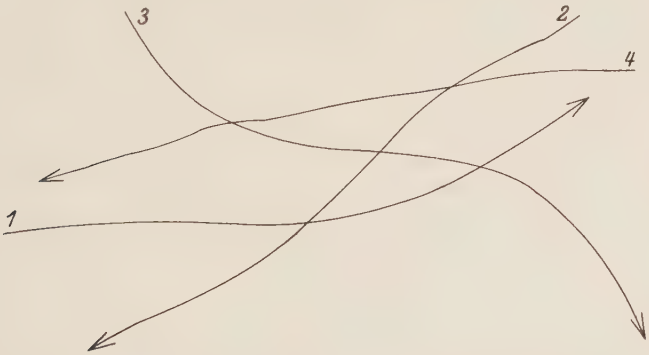

Abb. 5. Gehspur nach Durchtrennung des rechten Schlundconnectivs.

den Schalen wurden sie ebenso häufig mit der intakten wie mit der operierten Körperseite der Seitenwand anliegend vorgefunden; eine Bevorzugung der einen Seite trat also nicht in Erscheinung. Dagegen war in den auf die Operation folgenden ersten 4 Wochen während der Such-

bewegungen eine deutliche Drehung des Vorderendes um die Längsachse im gleichen Sinne zu erkennen, wie sie nach einseitiger Exstirpation des Oberschlundganglions auftrat. Dies aber war die einzige Asymmetrie im Verhalten, die nach einseitiger Durchschneidung des Schlundconnectivs zu beobachten war; denn beim Gehen beschrieben solche Egel keine Kreisbewegung zur intakten Seite, vielmehr verliefen die Spuren alle mehr oder weniger gerade mit nur geringen Abweichungen nach beiden Seiten hin (Abb. 4 und 5), wie dies auch bei intakten Egeln der Fall ist. Spur 4 der Abb. 4 und Spur 3 der Abb. 5 zeigen, in welcher Art und Weise auch auf einer kurzen Wegstrecke der Sinn der Abweichung sich ändern konnte. Überraschenderweise hat also die einseitige Durchtrennung eines Schlundconnectivs nur geringfügige Folgen, was besagt, daß die vom Oberschlundganglienpaar entspringenden Impulse dem übrigen Körper fast sämtlich in derselben Weise wie durch die beiden Connective auch durch ein einziges Connectiv zugeleitet werden können. Dagegen ist einseitige Enthirnung, wie wir sahen, von weitgehenden Folgen begleitet.

7. Nach einseitiger Entfernung der Augen.

Hirudo medicinalis besitzt am Vorderende fünf Paar Augen; das vorderste Paar wird von den Oberschlundganglien innerviert, die Nerven des zweiten Paares entspringen den Schlundconnectiven, während die drei hinteren Augenpaare vom Unterschlundganglion aus versorgt werden.

Es war zu prüfen, ob bei der Hervorrufung des asymmetrischen Schreitens nach einseitiger Exstirpation des Oberschlundganglions vielleicht auch der Umstand hereinspielte, daß durch Entfernung der einen Gehirnhälfte gleichzeitig immer die zugehörigen Augen außer Funktion gesetzt wurden. Wie von den verschiedensten Tieren her bekannt ist, vermag ein einseitiger Eingriff an den Augen eine Abweichung zur geblendeten oder ungeblendeten Seite hin hervorzurufen. Ich entfernte deshalb bei mehreren Egeln alle Augen einer Seite. Bei der Beobachtung dieser Tiere ergab sich keinerlei Asymmetrie, sie verhielten sich vielmehr in jeder Beziehung wie intakte Exemplare. Hierbei spricht zweifellos mit, daß der Blutegel über einen Hautlichtsinn verfügt; die Organe des letzteren sind die auf der ganzen Dorsalseite verteilten Sensillen, deren Zellen den gleichen Bau zeigen wie die lichtempfindlichen Zellen der Becheraugen. Daraus, daß sich nach einseitiger Entfernung der Augen keine Verhaltensänderung ergibt, ist zu ersehen, daß man die oben dargestellten Asymmetrien allein auf die einseitige Exstirpation des Oberschlundganglions bzw. auf die einseitige Durchtrennung des Schlundconnectivs zurückführen muß. Wir haben uns vorzustellen, daß beim

intakten Tier in dem paarigen Oberschlundganglion die Impulse während der Ruhe und des Gehens vorwiegend symmetrisch entstehen und dann entsprechend symmetrisch der Muskulatur zugeleitet werden. Asymmetrie der Impulse ruft beim intakten Tier eine Asymmetrie des Verhaltens hervor, d. h. während derartige ungleichartige Impulse abgegeben werden, ruht das Tier gekrümmt, oder es wandert im Kreise. Fehlt nun das eine Oberschlundganglion infolge operativer Beseitigung, so gelangen nur noch asymmetrische Impulse an die Muskeln, und letztere treten infolgedessen asymmetrisch in Funktion. Demgegenüber ruft — worauf nochmals hingewiesen sei — einseitige Durchtrennung des Schlundconnectivs nur ganz geringfügige Asymmetrien hervor; also vermögen Impulse, die symmetrisch im Oberschlundganglienpaar entsprangen, unter Zuhilfenahme nur eines einzigen Schlundconnectivs sich noch fast stets symmetrisch auf rechte und linke Körperseite zu verteilen.

8. Nach Durchtrennung der Verbindung zwischen rechtem und linkem Oberschlundganglion.

Durchtrennt man die Verbindung zwischen rechtem und linkem Oberschlundganglion, so bedeutet dies nicht einen asymmetrischen Eingriff, vielmehr bleibt die Symmetrie des Versuchstieres gewahrt. Die beiden Ganglien liegen weit genug voneinander entfernt, daß sich vermittels Durchtrennung der Commissur die in Rede stehende Operation exakt durchführen läßt.

Die Egel unterschieden sich nach diesem Eingriff in ihrem Verhalten nur unwesentlich von intakten Egeln. Das Gehen erfolgte, von geringen noch zu beschreibenden Besonderheiten abgesehen, in der gleichen Weise wie bei intakten Tieren; allerdings wurden die Bewegungen im allgemeinen langsamer und ruhiger ausgeführt. Suchbewegungen waren ebenfalls in derselben Form wie beim intakten Tier zu beobachten, nur schienen sie häufig etwas länger anzuhalten, was sich zahlenmäßig aber nicht erfassen ließ. Beim Gehen selbst fiel auf, daß die Saugnäpfe längere Zeit hindurch auf der Unterlage gleichzeitig festgesogen blieben, was bei intakten Tieren immer nur wenige Sekunden geschah. Bei einem Exemplar konnte ich sogar mehrmals Zeiten von $1^1/_2$ Minuten und darüber messen, während der beide Saugnäpfe auf der Unterlage hafteten. Während dieser Zeit konnte die Längs- und Ringmuskulatur mehrmals hintereinander sich kontrahieren und erschlaffen. Letzteres konnte bei allen Exemplaren durchweg beobachtet werden, auch wenn die Zeit, während der beide Saugnäpfe auf der Unterlage festgesogen waren, wie beim intakten Tier, nur einige Sekunden betrug. Darin, daß die Muskulatur während des Haftens beider Saugnäpfe mehrmals zwi-

schen Kontraktion und Erschlaffung wechselte, liegt ein Unterschied gegenüber dem Verhalten intakter Tiere, bei denen derartiges niemals beobachtet wurde. Deshalb ist diese Erscheinung auf den Eingriff am Centralnervensystem zurückzuführen.

Auf Grund dieser Ergebnisse muß man annehmen, daß beim intakten Tier das Oberschlundganglienpaar die Leitung des Gehens übernimmt und mithin auch das zeitgerechte Loslassen des hinteren Saugnapfes veranlaßt. Durchtrennen wir die Verbindung zwischen rechtem und linkem Ganglion, so entspringen in ihnen unabhängig voneinander gesonderte Impulse, die unter sich nicht mehr in Koordination stehen; und so ist es verständlich, daß am operierten Tier Störungen im Verhalten auftreten, und je unterschiedlicher jeweils die Impulse sind, die von den beiden nervös getrennten Oberschlundganglien ausgehen, um so länger muß der hintere Saugnapf mit dem vorderen gleichzeitig festgesogen bleiben.

9. Nach Durchtrennung des Bauchmarkes.

In der Literatur sind mehrere Angaben zu finden, die die Bedeutung des Bauchmarkes für das Gehen betreffen.

Angeregt sind diese Untersuchungen durch die Friedländersche Arbeit, die diese Frage bezüglich *Lumbricus* klärte. Daraufhin entstanden die Arbeiten von Maxwell und Loeb, die beide neben anderen Vertretern der Würmer auch *Hirudo* für ihre Untersuchungen heranzogen. Sie durchtrennten das Bauchmark, Maxwell entfernte auch in einer anderen Versuchsreihe mehrere Ganglien des Bauchmarkes. Es soll das Ergebnis dieser Operationen nur unwesentlich voneinander abweichen, so daß ich die Unterschiede hier übergehen kann. Beide Autoren stimmen in ihren Ergebnissen darin überein, daß im allgemeinen eine Koordination zwischen Vorder- und Hintertier fehlte; gelegentlich aber sollen doch koordinierte Progressivbewegungen aufgetreten sein. Sie geben aber keine Erklärung, wie es zu diesen gelegentlichen koordinierten Vorwärtsbewegungen kommen soll. Beim Regenwurm kommen diese nach Durchtrennung des Bauchmarkes sekundär durch mechanische Zugwirkung zustande. Loeb und Maxwell haben ihre Versuche an *Hirudo* im Aquarium angestellt, so daß für das Tier die Möglichkeit zum Schwimmen keineswegs ausgeschaltet war. Dieser Umstand macht sich, wie ich feststellen konnte, sehr störend bemerkbar. Deshalb war es wünschenswert, bei den Untersuchungen die Möglichkeit des Schwimmens auszuschalten, indem das Verhalten eines Egels mit durchtrenntem Bauchmark auf einer Glasplatte beobachtet wurde.

Auffällig war, daß das Hintertier gegenüber dem Vordertier merklich abgeplattet war. Die älteren Autoren, die bereits die gleiche Beobachtung gemacht hatten, führten dies auf eine Tonuswirkung des Oberschlundganglienpaares zurück. Doch waren bei meinen Versuchen beiderseitig enthirnte Egel niemals in merklicher Weise abgeplatteter

als intakte; mithin kann ich der Ansicht über die Tonuswirkung der Oberschlundganglien nicht beitreten. Vielmehr erklärt sich die Abplattung des Hintertieres aus der ausgesprochenen Tendenz desselben, zu schwimmen, wie Beobachtungen im Aquarium lehren.

Nach Durchtrennung des Bauchmarkes in der Körpermitte wurde bei Vorwärtsbewegungen des Vordertieres das Hintertier nachgeschleppt. Es beteiligte sich in keiner Weise an den vom Vordertier ausgeführten Bewegungen. War die Durchtrennung des Bauchmarkes weiter vorn erfolgt, so war die Vorwärtsbewegung eine unvollkommenere, da ein relativ kurzes Vordertier ein längeres Hintertier nachschleppen mußte; lag dagegen die Durchtrennungsstelle dem Hinterende genähert, so war die Vorwärtsbewegung entsprechend erleichtert. Die Durchtrennung des Bauchmarkes hatte in jedem Falle zwei centralnervös völlig getrennte Abschnitte geschaffen. Häufig arbeiteten diese sogar einander entgegen. So konnte der hintere Saugnapf trotz stärksten Ziehens des Vordertieres auf der Unterlage festgesogen bleiben. Hierbei pflegten die Längsmuskeln des Hintertieres schließlich zu erschlaffen, so daß es in die Länge gezogen wurde. Der hintere Saugnapf ließ auch jetzt noch nicht los. Oft kontrahierten sich anschließend die Längsmuskeln im Hintertier wieder und zogen dadurch das Vordertier nach rückwärts in die Länge. So konnten Vorder- und Hintertier einander mehrmals hin- und herziehen, bis einer der Saugnäpfe losließ. Während der vom Vordertier bewirkten Vorwärtsbewegung waren im Hintertier keine Muskelkontraktionen zu beobachten, die eine aktive Locomotion desselben herbeigeführt hätten. Nur infolge künstlich gesetzter Berührungsreize begann im Hintertier am vorderen Pol eine Ringmuskelkontraktion, die das Hintertier ein wenig zurückgleiten ließ, wenn der hintere Saugnapf nicht festgesogen war. Es gelang dem Hintertier auch nicht, das Vordertier vor sich herzuschieben, wenn der hintere Saugnapf auf der Unterlage haftete, denn hierzu bot das ruhende Vordertier einen zu großen Widerstand.

IV. Schwimmen.

1. Beim intakten Tier.

Die zweite Bewegungsart, über die *Hirudo* verfügt, ist das Schwimmen. Während beim Gehen Ring- und Längsmuskulatur antagonistisch arbeiten, sind jetzt die dorsalen und ventralen Längsmuskeln die Antagonisten; die Ringmuskulatur beteiligt sich in keiner Weise an der Bewegung, sie ist vielmehr im erschlafften Zustande. Dagegen befinden sich die dorsoventralen Quermuskeln in Kontraktion, wodurch der Körper abgeplattet wird. Der hintere Saugnapf ist flach nach hinten ausgebreitet und vergrößert so die Widerstandsfläche bei

den einzelnen Schwimmschlägen. Das Schwimmen vollzieht sich folgendermaßen (weitere Einzelheiten siehe bei v. Uexküll): Am Vorderende beginnt in der dorsalen Längsmuskulatur eine Kontraktion, die langsam nach hinten weitergleitet; während sich die dorsale Muskulatur am Vorderende kontrahiert, befindet sich die ventrale zu diesem Zeitpunkt im Erschlaffungsstadium, dem aber bald eine Kontraktion folgt. Die dorsalen und ventralen Längsmuskeln eines Segmentes befinden sich stets in entgegengesetzter Phase. Dadurch entsteht am Vorderende ein Tal, das über das ganze Tier nach hinten läuft. Ehe dieses das Hinterende erreicht, haben vorn bereits neue Wellen eingesetzt. So laufen gleichzeitig zwei bis drei Täler in vertikaler Ebene über den Körper. Infolge seiner Abplattung bietet dieser dem Wasser eine größere Widerstandsfläche, was den Schwimmvorgang fördert.

Sobald ich einen Egel in das Aquarium setzte, begannen diese schlagenden Bewegungen und brachten eine rasche Fortbewegung in Gang. Beim intakten Tier erfolgt das Schwimmen stets in Bauchlage, d. h. die Ventralseite zeigt nach abwärts. Nur wenn der Egel eine Schwenkung ausführt oder auf einer Kreisbahn schwimmt, wird die quere Körperachse entsprechend ein wenig geneigt, so daß die Rückenseite dem Kreismittelpunkt zugewandt wird. Der betreffende Neigungswinkel ist stets kleiner als 90°. Eine solche Seitenlage wird aber nur eingenommen, solange der Egel im Bogen schwimmt. Trifft der Egel auf eine Seitenwand des Aquariums, so saugt er sich meist sofort fest, sofern er nicht allzuschräg auf die Wand trifft. So wurde beispielsweise bei einem Egel festgestellt, daß er sich in 17 von 20 Fällen beim ersten bzw. zweiten Auftreffen an der Seitenwand festsetzte. Daneben konnte allerdings verschiedentlich auch eine längere Schwimmdauer zustande kommen, indem er sich trotz mehrmaligen Auftreffens nicht festheftete; offenbar hängen solche Unterschiede von physiologischen Zuständen des Tieres ab. Daß ein Egel sich auch am Boden des Aquariums festsog, konnte dagegen nur sehr selten beobachtet werden. Stets setzte er sich aus der Schwimmbewegung heraus mit dem Mundsaugnapf fest. Wenn der Egel aus der Ruhelage, während der er mit dem hinteren Saugnapfe auf dem Boden oder an einer Seitenwand festgesogen war, oder wenn er vom Gehen zum Schwimmen überging, setzten — und zwar im letzteren Falle nach vorherigem Loslassen des Mundsaugnapfes — am Vorderende Wellen ein, die dieses von der Unterlage frei ins Wasser emporhoben. Sobald sie den hinteren Saugnapf erreichten, ließ dieser ebenfalls von der Unterlage los.

Es wurde jetzt die Schwimmbewegung selbst einer genaueren Beobachtung unterzogen. Mehr als 100 Schwimmschläge wurden selten bei ein und demselben Schwimmvorgang gezählt; denn wie ich schon ausführte, setzte sich der Egel meist sehr bald an einer Seitenwand fest.

Nur in einigen wenigen Fällen wurden bis zu 200 Schläge beobachtet. Es wurde dann die Zeit gemessen, in der je 50 Schläge erfolgten. Wie die Tabelle 1 zeigt, können diese Zeiten sehr verschieden sein; als Maxi-

Tabelle 1. Die für je 50 Schwimmschläge beanspruchten Zeiten.

Intakt		Ohne Oberschlundganglien		
Zahl der Schläge	Zeit in Sekunden	Zahl der Schläge	Zeit in Sekunden	Zeit in Sekunden
1—50	22	1—50	22,4	22,6
101—150	28	101—150	22,2	23
1—50	30	201—250	22,4	22,8
1—50	27	301—350	23,2	22,8
1—50	31	401—450	22,6	23
1—50	25	501—550	22,8	23,2
		601—650		23
		701—750		23,4

mum erhielt ich im vorliegenden Falle 31, als Minimum 22 Sekunden; die maximale Differenz betrug also 9 Sekunden. — Danach wurde während des Schwimmens fortlaufend gezählt, wieviel Schläge auf je 5 Sekunden als Zeiteinheit entfielen. Die so erhaltenen Zahlen konnten ebenfalls nicht unerheblich voneinander abweichen, und zwar auch diejenigen, die in unmittelbar aufeinander folgenden Zeiteinheiten gewonnen waren (Abb. 6 und 7). Als Maximum ergaben sich zwölf, als Minimum sieben Schläge pro 5 Sekunden; in Abb. 7 ist ein Fall dargestellt, bei dem auf elf Schläge deren sieben folgten; hier bestand also eine Differenz von vier Schlägen. Die zu Beginn einer Schwimmbewegung durchschnittlich höhere Zahl der Schwimmschläge ist darauf zurückzuführen, daß die Egel durch das Hineinbringen in das Aquarium eine Reizung erfuhren. Dafür, daß im weiteren Verlauf eine Änderung der Schlagfrequenz eintrat, sind mehrere Deutungen möglich: entweder sie erfolgte spontan, oder aber sie wurde durch Berührung mit der Seitenwand, dem Boden des Aquariums oder der Wasseroberfläche bewirkt. Vielleicht kamen gelegentlich auch Strömungsreize in Frage. Um die Bedeutung der Spontaneität für die Regulierung der Schlagfrequenz festzustellen und von allen äußeren Faktoren absehen zu können, ging ich dazu über, jeden einzelnen Schlag zu registrieren.

Zu diesem Zwecke benutzte ich einen Kymographen und übertrug auf ihn die Schwimmschläge mit einem Schreibhebel, indem ich jedesmal, wenn eine neue Welle am Vorderende einsetzte, mit der Hand einen Stromkreis schloß und

dadurch einen Ausschlag des Schreibhebels erzeugte. Später wurden die Abstände zwischen den einzelnen Ausschlägen gemessen, und so erhielt ich ein relatives Maß für die zwischen den einzelnen Schlägen liegenden Zeiträume. Mit der Stoppuhr wurde der Kymograph mehrfach auf seinen Gang geprüft, so daß es möglich ist, die zu verschiedenen Zeiten mit ihm gewonnenen Resultate untereinander zu vergleichen. Die gemessenen Abstände wurden kurvenmäßig zur Darstellung gebracht. In Abb. 8 und 9 habe ich einige nach dieser Methode gewonnene Kurven wiedergegeben. Es stellen also die höchsten Punkte der

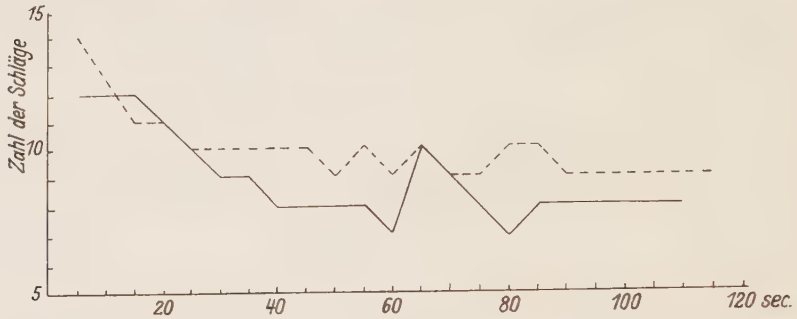

Abb. 6.

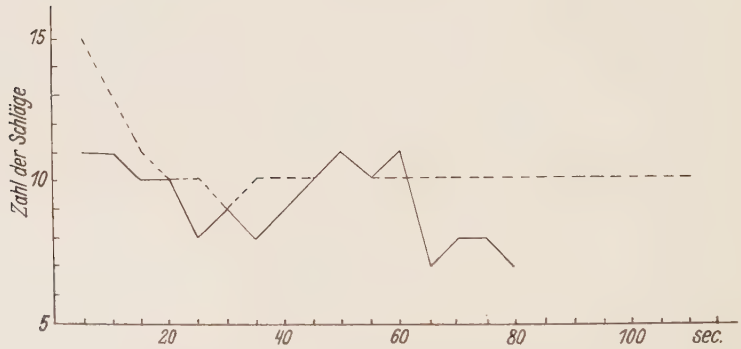

Abb. 7.

Abb. 6 und 7. Schwimmbewegung: —— beim intakten Tier; - - - nach Entfernung der Oberschlundganglien. Gemessen ist die Zahl der Schläge pro 5 Sekunden.

Kurve Zeiten langsameren, die tiefsten solche lebhafteren Schlagens dar. Diese Methode hatte den Nachteil, daß im Gegensatz zur vorigen Methode der Beginn der Schwimmbewegung bis ungefähr zum zehnten Schlag nicht erfaßt werden konnte.

Die Ungleichmäßigkeit der Schwimmbewegung kommt in den wiedergegebenen Kurven (Abb. 8 und 9) noch deutlicher zum Ausdruck. Während dieser Versuche blieben alle äußeren Bedingungen durchaus die gleichen; und wenn der Egel in der Länge des Aquariums schwamm, befand er sich mindestens während zehn Schlägen ohne Berührung. Da

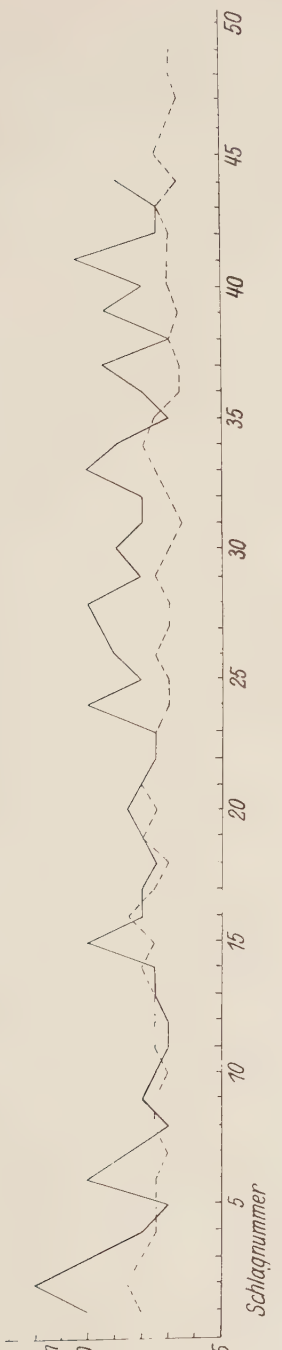

Abb. 8.

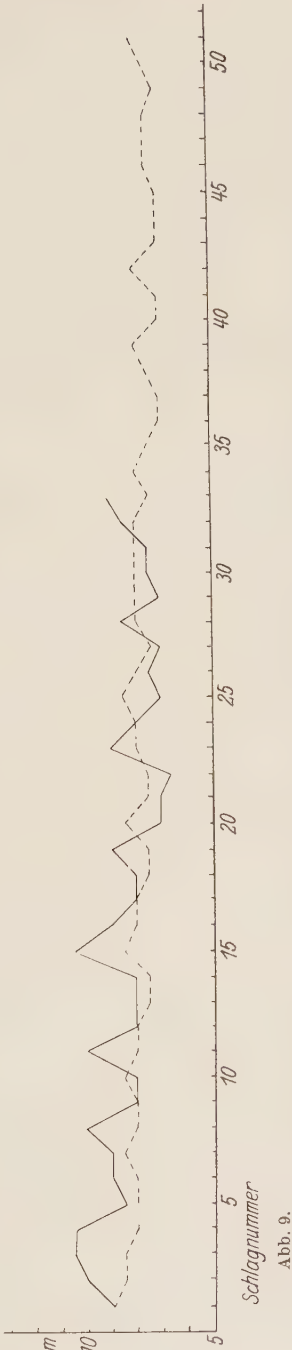

Abb. 9.

Abb. 8 und 9. Schwimmbewegung: —— beim intakten Tier; - - - nach Entfernung der Oberschlundganglien. Jeder einzelne Schlag wurde auf dem Kymographen registriert.

aber nur in seltenen Fällen — bei den wiedergegebenen Kurven in deren zwei — ein Gleichbleiben der Schlagfolge über mehr als zwei Schläge beobachtet wurde und im übrigen die große Unregelmäßigkeit der Schlagfrequenz erhalten blieb, so kann für die Veränderlichkeit der Schlagfolge nur das Centralnervensystem verantwortlich gemacht werden; dieses letztere muß es also sein, das von sich aus spontan die Variationen hervorruft. Ich vermutete, daß in ihm ein besonderes Centrum existiere, das solche Wirkung ausübte.

2. Nach beiderseitiger Entfernung des Oberschlundganglions.

Am wahrscheinlichsten war es mir, daß der unregelmäßige Verlauf der Kurven auf besondere spontan erzeugte Impulse des vordersten Ganglienpaares zurückging. Nach sorgfältiger Beobachtung der Tiere im intakten Zustande wurde ihnen das Oberschlundganglienpaar exstirpiert. Sie schwammen nach diesem Eingriff im freien Wasser dauernd auf einer senkrecht stehenden Kreisbahn; berührte ein Egel dagegen den Boden, so schwamm er auf einer der beiden Seiten in sehr engen Kreisen, deren Radius meist etwa 4 cm, selten mehr betrug. Früher war angeführt worden, daß beim Gehen das Vorderende dorsalwärts erhoben wird. Da dies nun auch beim Schwimmen geschieht, so muß dadurch die zu durchmessende Bahn beeinflußt werden; denn das aufgekrümmte Vorderende bietet dem Wasser eine Widerstandsfläche, so daß der nachfolgende Körper dorsalwärts abweichen muß. Diese Schwimmbahnen erklären sich also aus der als Operationserfolg eingetretenen Zwangshaltung des Vorderendes.

Auffällig war die außerordentlich lange Schwimmdauer; sie betrug stets das Vielfache der des intakten Tieres. Nicht selten wurden bis zu 1000 Wellen gezählt, während im intakten Zustande selten mehr als 100 beobachtet wurden. Auch war die Schwimmbewegung durchschnittlich schneller geworden. Zunächst wurde wieder die Zeit gemessen, in der 50 Wellen über den Körper liefen, nämlich die Wellen 1—50, 101—150, 201—250 usw., ein und desselben Schwimmvorganges. Wie die Tabelle 1 zeigt, liegen die betreffenden Zeiten nahe beieinander, während sie beim intakten Tiere sich um mehrere Sekunden voneinander unterschieden. Und zwar blieben nach dem Eingriff diese Zeiten annähernd die gleichen, ob man nun den Beginn einer Schwimmbewegung oder ihr Ende betrachtete. Nach diesen Messungen wurden dann wieder die pro 5 Sekunden auftretenden Wellen gezählt, wobei ich die erhaltenen Zahlenwerte in Kurvenform darstellte. In Abb. 6 und 7 sind je zwei Kurven wiedergegeben, die nach dieser Methode von ein und demselben

Tier im intakten Zustande und dann nach Entfernung des Oberschlundganglienpaares gewonnen waren. Die Kurven zeigen nach der Operation ein erheblich gleichmäßigeres Aussehen; es sind bei aufeinanderfolgenden Zeiteinheiten nur Differenzen von einer Welle vorhanden. Dieser geringe Unterschied konnte schon im Bereich der möglichen Fehlergrenze liegen. Es findet also nach Entfernung des Oberschlundganglienpaares keine spontane Änderung der Schwimmbewegung mehr statt, diese wird vielmehr vollkommen gleichmäßig ausgeführt. Abb. 7 zeigt dies besonders gut. Gleichzeitig ist ersichtlich, daß die Kurven nach Entfernung des Oberschlundganglienpaares durchschnittlich höher liegen als die vom intakten Tier gewonnenen, d. h. daß nach der Operation pro Zeiteinheit mehr Wellen auftraten als vor derselben. Beim operierten Egel ist infolge der durch das Einsetzen in das Aquarium herbeigeführten Reizung zu Beginn eines Schwimmvorganges ein sehr lebhaftes schnelles Schwimmen zu beobachten. Diese besonders hohe Zahl der Schwimmschläge ist wohl zurückzuführen auf das Fehlen des hemmenden Einflusses des Oberschlundganglienpaares; das gleiche gilt für die durchschnittlich höhere Zahl der Schläge. Die größere Gleichmäßigkeit und die erhöhte Schnelligkeit trat bei dieser Darstellungsform schon sehr deutlich in die Erscheinung. Noch mehr fällt dieses Resultat bei der Darstellung unter Zuhilfenahme des Kymographen in die Augen. Auf ihn wurden in der schon geschilderten Weise die Schwimmbewegungen übertragen. Die gemessenen Abstände in Millimetern wurden dann kurvenmäßig zur Darstellung gebracht. Der gleichmäßigere Verlauf der Kurve bestätigt die Beobachtung, daß für das Tier die Möglichkeit fehlt, die Schnelligkeit der Schwimmbewegung spontan zu variieren. Nie ist bei aufeinanderfolgenden Wellen eine Differenz von mehr als 1 mm beobachtet worden, während im intakten Zustande Änderungen um 3 mm gemessen waren. Der gleichmäßigere Verlauf der Schwimmbewegung nach der Operation wirkt besonders eindringlich, wenn man die an ein und demselben Tier vor und nach der Enthirnung gewonnenen Kurven übereinander zeichnet. Dies ist in Abb. 8 und 9 geschehen. Auch die durchschnittliche Häufigkeit der Schläge hat zugenommen, was daraus ersichtlich wird, daß die von den Tieren nach der Operation gewonnenen Kurven tiefer liegen. Die einzelnen Wellen folgen schneller aufeinander, und auf dem Kymographen werden entsprechend die Abstände zwischen den einzelnen Markierungen geringer. So beträgt der durchschnittliche Abstand in Abb. 8 im intakten Zustande 8,2 mm, nach Entfernung des Oberschlundganglienpaares nur noch 7,3 mm; die Abnahme beträgt also 0,9 mm, d. h. die Schlagfrequenz hat um

11% zugenommen. In Abb. 9 ist eine Abnahme von 8.4 auf 7,8 mm zu konstatieren, das entspräche einer Zunahme der Schnelligkeit der Schwimmbewegung um 7%.

Die Untersuchungen erbrachten an sämtlichen Tieren eindeutig das Ergebnis, daß nach Entfernung des Oberschlundganglienpaares die Schwimmbewegung schneller geworden ist. Maxwell hatte das Unterschlundganglion entfernt; durch diesen Eingriff stand auch das Oberschlundganglienpaar nicht mehr mit dem übrigen Centralnervensystem in Verbindung. Nach diesem Autor »zieht die Entfernung des Unterschlundganglienpaares beim Blutegel den Verlust keiner charakteristischen Reaktion nach sich«. Nach meinen Untersuchungen aber wurde durch Entfernung des Oberschlundganglienpaares erstens die Schnelligkeit der Wellenfolge erhöht, zweitens fehlte jetzt für das Tier die Möglichkeit, diese spontan zu ändern. Letztere Tatsache hätte auch bei den Egeln Maxwells in Erscheinung treten müssen.

3. Nach Entfernung des Unterschlundganglions.

Für das Gehen spielt das Unterschlundganglion eine entscheidende Rolle, wie ich dies oben dargestellt habe. Anders liegen die Verhältnisse nach Exstirpation des Unterschlundganglions beim Schwimmen. Wie schon erwähnt, gibt Maxwell an, keine Änderung beim Schwimmen festgestellt zu haben. Daß diese Beobachtung nicht ganz richtig ist, habe ich schon im vorigen Abschnitte ausgeführt. Zu bedenken ist, daß durch Exstirpation des Unterschlundganglions zugleich auch das Oberschlundganglienpaar vom Bauchmark getrennt wird; nur durch Vergleich von Würmern, denen das Unterschlundganglion fehlt, mit solchen, denen die Oberschlundganglien genommen wurden, wird man Schlüsse dahingehend ziehen dürfen, welche Funktionen speziell vom Unterschlundganglion abhängen.

Sobald ich einen des Unterschlundganglions beraubten Egel in das Aquarium brachte, setzten sofort Schwimmbewegungen ein. Dabei war die Saugnapfregion gegenüber dem übrigen Körper dicker. Maxwell gibt an, daß das vordere Ende angeschwollen erschiene. Demgegenüber möchte ich darauf hinweisen, daß die Saugnapfregion nicht mehr innerviert wird und sich nicht mehr wie der übrige Körper abplatten kann. Ich vermute, daß dieses Verhalten Maxwell ein Angeschwollensein vorgetäuscht hat. Wie beim Gehen fehlte eine dorsale Krümmung des Vorderendes, und infolgedessen schwamm der Egel — im Gegensatz zu dem des Oberschlundganglienpaares beraubten — in Normallage wie ein intakter; die Ventralseite zeigte nach abwärts. Bei Ausführung eines Bogens neigte er sich ein wenig nach der Innenseite der Kurve. Auffällig war die außerordentlich lange Schwimmdauer,

die meist mehr als $^1/_4$ Stunde betrug, bis das Tier auf dem Boden zur Ruhe kam, wobei sich der hintere Saugnapf festsog. Wäre das Unterschlundganglion ein allgemeines Erregungscentrum, nicht nur ein solches für das Gehen, sondern auch für das Schwimmen, so hätte man eine nur kurze Schwimmdauer erwarten müssen. Die unerwartet lange Schwimmdauer spricht aber gegen diese Anschauung. Andererseits muß man in Rechnung setzen, daß der Mundsaugnapf sich nicht mehr festsaugen kann. Auch hiermit könnte die auffallend lange Schwimmdauer zusammenhängen. Es hatte weiter den Anschein, als sei die Schwimmbewegung langsamer geworden, als erfolgten jetzt pro Zeiteinheit weniger Schläge. Wie aber genaue Messungen zeigten, bestand bezüglich der Schnelligkeit der Schlagfolge gegenüber der Schwimmbewegung im intakten Zustande kein einheitlicher Unterschied; manchmal lag die Kurve nach Entfernung des Unterschlundganglions in der Tat etwas höher als die im intakten Zustand gewonnene. In anderen Fällen dagegen lag sie unter ihr. Im Durchschnitt erfolgte also pro Zeiteinheit ungefähr die gleiche Zahl an Schlägen wie im intakten Zustande. Man kann demnach das Unterschlundganglion nicht als specifisches Schwimmcentrum ansehen.

4. Nach einseitiger Entfernung des Oberschlundganglions.

Die beim Gehen nach einseitiger Enthirnung des Egels beobachteten Abweichungen vom Verhalten des intakten Tieres kehren beim Schwimmen in entsprechend veränderter Form wieder. Der wesentlichste Operationserfolg, die Tendenz, beim Gehen zur intakten Seite abzuweichen, äußerte sich beim Schwimmen darin, daß der Egel auf einer Kreisbahn ebenfalls unter Abweichung zur intakten Seite sich fortbewegte. Wenn ein intakter Egel im Bogen schwimmt, so nimmt er eine Seitenlage derart ein, daß seine Dorsalseite dem Mittelpunkt dieses Kreisbogens zugewandt ist. Ähnlich schwamm ein einseitig enthirnter Egel auf der intakten Seite, d. h. diese zeigte nach abwärts. Also nicht nur beim Gehen, sondern auch beim Schwimmen trat das Bestreben auf, zur intakten Seite abzuweichen; so ist es verständlich, wenn der einseitig enthirnte Egel diese Seitenlage einnimmt. Bei einem z. B. links enthirnten Tier war dann verschiedentlich zu beobachten, daß er an den Wänden des Aquariums entlang rechts herum schwamm; bei dieser Schwimmbewegung blieb die Bauchseite mit den Seitenwänden in Berührung, und die intakte Seite zeigte nach abwärts. Schwamm derselbe Egel, was gelegentlich der Fall war, in entgegengesetzter Richtung ebenfalls dicht an der Wand entlang, so nahm er währenddessen die

Normallage ein. Die unter Abweichung zur intakten Seite gekrümmte Haltung des Vorderendes aber ließ erkennen, daß der Egel zur intakten Seite abzuweichen bestrebt war, daß aber die Seitenwand dieses verhinderte; denn er stieß mit dem Vorderende häufig gegen dieselbe. Erst in einer der Ecken pflegte dann schließlich Rückkehr zur Kreisbewegung mit Abweichung zur intakten Seite zu erfolgen.

Die hier beschriebene Schwimmbewegung konnte zeitweilig abgelöst werden durch eine Rotation, die stets mit der intakten Seite voran erfolgte, besonders wenn sich der Egel in der Mitte des Aquariums befand, also keine Berührung mit der Seitenwand vorlag. Selten trat sie auf beim Schwimmen an der Wand entlang; meist war hier vielmehr — wie bereits ausgeführt — die Bauchseite der Wand zugekehrt, wobei die intakte Seite nach abwärts zeigte. Diese Fortbewegung auf einer Spiralbahn machte meist aber schon nach einer vollen Umdrehung dem Schwimmen im Kreise Platz. Zwei von zwölf untersuchten Exemplaren schraubten sich anfangs ununterbrochen mit der intakten Seite des Vorderendes voran durch das Wasser, wobei ihr Körper sogar in Form einer Spirale gekrümmt war. Die Dorsalseite war dann der Achse dieser Spiralbahn zugewandt. Doch traten alle diese Rotationsbewegungen im Laufe der Zeit immer seltener auf, und nach Ablauf von 4 Wochen wurde bei allen zwölf Tieren nur noch Schwimmen in Seitenlage beobachtet. Die anfänglich vorhandene Fortbewegung auf einer Spiralbahn kann man zurückführen auf die gedrehte Haltung des Vorderendes, wie sie auch bei Suchbewegungen in Erscheinung tritt, bei der die operierte Seite stets nach aufwärts zeigt. Daß sich diese Drehung nach etwa 4 Wochen bei Suchbewegungen nicht mehr zeigte, deckt sich vollkommen mit dem Ausbleiben der Rotation nach dieser Zeit. Da aber auch anfangs nur selten eine dauernde Spiralbahn von dem Egel beschrieben wird, kann anscheinend zeitweise der Impuls, der vom Unterschlundganglion ausgehend die Erhebung des Vorderendes auf der operierten Seite bedingt und der dadurch die Spiralbahn hervorruft, durch Gegenimpulse unterdrückt werden.

5. Nach einseitiger Durchtrennung des Schlundconnectivs.

Beim Gehen waren nach diesem Eingriff nur geringfügige Änderungen gegenüber dem Verhalten im intakten Zustande zu beobachten gewesen, nämlich nur die gedrehte Haltung des Vorderendes, die stets in dem Sinne erfolgte, daß die intakte Seite nach aufwärts zeigte; nach etwa 4 Wochen war diese Erscheinung verloren gegangen. Die im Oberschlundganglienpaar entspringenden Impulse konnten also größtenteils ihren Weg auch über das eine nur erhaltene Connectiv nehmen, so daß im übrigen beim Gehen die Symmetrie des Verhaltens gewahrt blieb.

So trat beim Schwimmen auch nur die auf der Drehung des Vorderendes beruhende Rotation in Erscheinung, wie sie auch bei einseitig enthirnten Exemplaren erfolgt war. Niemals aber wurde beim Schwimmen fortlaufend eine Spirale beschrieben. Stets erfolgte das Schwimmen nach einer vollen Umdrehung wieder in Normallage. Nach ungefähr 4 Wochen wurde das Schwimmen in Normallage niemals mehr durch Rotationen unterbrochen.

Dies waren beim Schwimmen im freien Wasser die einzigen Asymmetrien nach einseitiger Durchschneidung des Schlundconnectivs; dieser Eingriff ließ also im übrigen ein völlig symmetrisches Verhalten zu. So glich der Egel beim Schwimmen, von den beschriebenen Rotationen abgesehen, einem intakten Tiere. Das geradlinige Schwimmen erfolgte im freien Wasser stets in Normallage; beschrieb das Tier einen Bogen, so nahm es wie im intakten Zustande die entsprechende Seitenlage ein. Kreisbahnen konnten in gleicher Weise nach beiden Seiten hin ausgeführt werden, vorwiegend aber stellte die Schwimmbahn eine Gerade dar. Nur wenn der Egel unter Berührung des Aquariumbodens schwamm, war die Bahn regelmäßig ein Kreis unter Abweichung zur intakten Seite. Dabei war die intakte Seite nach abwärts gewandt und blieb in ständiger Berührung mit dem Boden des Aquariums. Hierin ist noch eine Ähnlichkeit mit dem Verhalten einseitig enthirnter Egel zu sehen.

6. Nach einseitiger Entfernung der Augen.

Daß das asymmetrische Verhalten, welches *Hirudo* nach einseitigen Eingriffen am Centralnervensystem in der Ruhe und beim Gehen zeigt, nur durch die Asymmetrie der Centren und nicht durch die gleichzeitig hervorgerufene Asymmetrie der Lichtreceptoren bedingt ist, zeigten die oben mitgeteilten Versuche, bei denen am sonst intakten Tier alle fünf Augen der einen Körperseite entfernt worden waren. Demgegenüber kann bei manchen Insekten das Komplexauge als tonisches Sinnesorgan funktionieren, wobei die Muskeln der einen Körperseite vom gekreuzten Auge abhängig sind; blendet man z. B. eine *Cloëon*-Larve einseitig, so beschreibt sie beim Schwimmen eine gleichbleibende Spiralbahn, zeigt also asymmetrisches Verhalten; dagegen vermag sie noch geradlinig auf dem Boden des Aquariums zu gehen.

Um den etwaigen Einfluß einer einseitigen Blendung auf das Schwimmen von *Hirudo* zu untersuchen, wurden bei mehreren Tieren sämtliche fünf Augen der einen Körperseite entfernt. Die Egel zeigten trotz dieser Asymmetrie der Lichtreceptoren vollkommen normales Verhalten beim Schwimmen. Da aber, wie ich noch zeigen werde, dem Hautlichtsinn eine weitgehende Bedeutung für die Raumorientierung von *Hirudo* zukommt, ist die Bedeutung der künstlichen Asymmetrie der Augen

wohl überhaupt nicht sehr hoch zu veranschlagen. Die vorher beobachteten Asymmetrien im Verhalten konnten also einzig und allein durch die Eingriffe am Centralnervensystem selbst hervorgerufen sein.

7. Nach Durchtrennung der Verbindung zwischen rechtem und linkem Oberschlundganglion.

Ich hatte in den vorigen Abschnitten für das Oberschlundganglion hemmenden bzw. regulierenden Einfluß auf das Schwimmen nachweisen können. Es war infolgedessen wichtig, das Verhalten der Egel nach Durchtrennung der Verbindung zwischen rechtem und linkem Ganglion zu beobachten. Wie schon oben mitgeteilt, ließ sich die Operation sehr exakt durchführen.

Sobald ich die Egel ungefähr 1 Woche nach diesem Eingriff in das Aquarium brachte, traten in den meisten Fällen normale Schwimmbewegungen ein. Sobald der Egel auf eine Wand oder auf den Boden des Aquariums traf, setzte er sich sofort fest. Bei intakten Egeln war es dagegen nur sehr selten zu beobachten, daß sie auch am Boden zur Ruhe kamen. Eine Berührung des Vorderendes löste also beim operierten Tier in stärkerem Maße Festheften mit dem Mundsaugnapf aus. Häufig geschah es auch, daß im Gegensatz zum Verhalten intakter Tiere die Schwimmbewegungen plötzlich aussetzten und der Egel zu Boden sank. Derartiges konnte bei allen operierten Exemplaren beobachtet werden. Beim Gehen hatte ich nach diesem Eingriff festgestellt, daß die Schreitbewegung insofern gestört sein konnte, als die Saugnäpfe nicht wie sonst sich alternierend von der Unterlage lösten, sondern daß beide zugleich festgesogen waren. Auch in dem plötzlichen Aufhören der Schwimmbewegungen liegt eine Störung der Normalfunktion. Es sind jetzt nebeneinander zwei höchste und unter sich unabhängige Centralbezirke vorhanden, die unterschiedlichen Impulsen ihren Ursprung geben können; und tritt das letztere ein, dann erfährt die Schwimmfunktion eine Unterbrechung. Spaltung des Gehirns bedeutet also nur scheinbar eine Verstärkung seiner hemmenden Wirkung; tatsächlich ist die Folge der Operation die, daß zwei unabhängige höchste Bezirke geschaffen werden, die, wenn sie unvereinbare Impulse an die Effektoren abgeben, in ihrer Wirkung sich gegenseitig aufheben.

8. Nach Durchtrennung des Bauchmarkes.

Daß eine Durchtrennung des Bauchmarkes erhebliche Störungen beim Schwimmen hervorruft, schreibt schon Maxwell. Loeb gibt an, daß, wenn er den Egel in der Körpermitte vollkommen durchtrennte, meist nur das Hintertier schwamm, und wenn er beide Stücke im Zusammenhang ließ, daß dann das Hintertier das Vordertier vor sich herschob. Maxwell gibt ebenfalls eine aus-

führliche Schilderung vom Verhalten der Tiere mit Bauchmarklücke, doch konnte ich bei meinen Nachuntersuchungen noch mancherlei neue Befunde erheben.

Sobald ich einen Egel, dem das Bauchmark annähernd in der Körpermitte durchtrennt war, in das Aquarium brachte, begann das Hintertier Schwimmbewegungen auszuführen; doch sank das Gesamttier zu Boden. Das Hintertier pflegte seine schlagenden Bewegungen weiter zu vollführen. Hierdurch wurde das Vordertier passiv über dem Boden vorwärts geschoben. Es führte seinerseits fortwährend Suchbewegungen aus und versuchte, sich mit dem Mundsaugnapf festzusaugen. Gelang ihm dies, so fuhr das Hintertier zunächst mit Schwimmen fort, konnte schließlich aber ebenfalls zur Ruhe kommen. Der hintere Saugnapf war während der Ruhelage nicht immer festgesogen. Über kurz oder lang vermochte das Vordertier eine Gehbewegung einzuleiten, indem am Vorderende Ringmuskelkontraktion einsetzte. Schon hierdurch erfuhr das Hintertier eine Reizung, spätestens wurde durch die nachfolgende Längsmuskelkontraktion das Hintertier erneut zum Schwimmen veranlaßt, so daß das Vordertier, falls der Mundsaugnapf losließ, wiederum vorwärts geschoben wurde.

Nur in ganz wenigen Fällen konnte beobachtet werden, daß das Vordertier und nicht das Hintertier zu schwimmen begann. Dabei war scheinbar die Koordination zwischen Vorder- und Hintertier nicht gestört, denn die Wellen liefen gleichförmig über den Körper dahin. Genauere Beobachtung lehrte jedoch, daß die Wellen auf das Hintertier nur passiv übertragen wurden und daß dort eine aktive, durch Muskelkontraktionen erzeugte Schwimmbewegung nicht erfolgte. Die Wellen des Vordertieres versetzten also das Hintertier in gleichmäßige rhythmische Schwingungen, etwa so, wie man ein Seil in Schwingungen versetzen kann. Die Wellen glitten vom Vordertier auf das Hintertier über, ohne daß dieses an der Bewegung aktiven Anteil nahm. Daß keine echte Koordination vorhanden war, geht auch aus folgendem hervor: Wenn das Vordertier zu schwimmen begann, blieb der hintere Saugnapf häufig auf dem Boden des Aquariums festgesogen. Auch in diesen Fällen schwangen beide Teilstücke im gleichen Rhythmus. Wären nun die Wellen auch aktiv im Hintertier erzeugt worden, d. h. hätte das Vordertier auf mechanischem Wege das Hintertier zur Mitarbeit angeregt, ähnlich wie dies bei *Lumbricus* während des koordinierten Kriechens von Vorder- und Hintertier geschieht, so hätte der hintere Saugnapf spätestens loslassen müssen, sobald ihn die Wellen erreichten. Würde man nun hier einwenden, es fehlten von den Schlundganglien ausgehende Impulse, die Loslassen des hinteren Saugnapfes bewirkten, so könnte

ich auf folgenden Versuch hinweisen: Entfernt man einem intakten Tier beide Schlundganglienpaare, so daß das Centralnervensystem nur aus dem Bauchmark einschließlich des Analganglions besteht, und veranlaßt ein solches Tier durch Reizung zum Schwimmen, während es mit dem hinteren Saugnapf auf der Unterlage festgesogen ist, so läßt dieser los, sobald die erste von vornher kommende Welle ihn erreicht. Es können also Impulse zum Loslassen dieses Saugnapfes auch im Bauchmark ihren Ursprung nehmen. Begann bei einem Tier mit Bauchmarklücke das Hintertier aktiv zu schwimmen, so löste sich der hintere Saugnapf stets von der Unterlage; begann dagegen das Vordertier zu schwimmen, so wurde das Hintertier nur passiv mitbewegt und der hintere Saugnapf ließ nicht los, sofern er festgesogen war. Würde aber das Hintertier durch das Vordertier nicht nur passiv mitbewegt, sondern zu aktiven Schwingungen angeregt, so müßte sich der hintere Saugnapf vom Boden lösen. Es wäre auch kaum zu verstehen, weshalb die gleichen Muskelelemente, nämlich die Längsmuskeln, beim Schwimmen an Vorder- und Hintertier in Zusammenhang arbeiten sollten, dagegen niemals, wie oben dargelegt, beim Gehen.

Durch die Durchtrennung des Bauchmarkes wurden also zwei centralnervös getrennte Teilstücke geschaffen, die ein verschiedenartiges Verhalten zeigten; Schwimmbewegungen wurden durch das Vordertier selten, dagegen häufig durch das Hintertier ausgeführt. Es gab zwei Wege, diese Beobachtung noch weiter auszuwerten. Erstens war zu untersuchen, ob der Unterschied darauf beruhte, daß das Vordertier noch mit dem Oberschlundganglienpaar in Verbindung stand und von diesem her einer hemmenden Beeinflussung unterlag, während das Hintertier durch die Operation einem solchen Einfluß entzogen war. Ich entfernte deshalb Egeln mit Bauchmarklücke nach 8—10tägiger Beobachtungszeit die Oberschlundganglien. Es trat zutage, daß vor dem Eingriff das Vordertier einer starken hemmenden Wirkung dieses Ganglienpaares unterstanden hatte. Denn nun versuchte das Vordertier nur noch selten Gehbewegungen auszuführen, es begann meist sofort oder nach einer einzigen Längsmuskelkontraktion zu schwimmen. Auch jetzt noch konnte sehr häufig beobachtet werden, daß bei Einsetzen des Schwimmens trotz heftigsten Zerrens von seiten des Vordertieres der hintere Saugnapf festgesogen blieb. Im Hintertier wurde vergleichsweise nur noch selten Eigenbewegung beobachtet, da das Vordertier sich stets durch Schwimmen fortbewegte und dabei das Hintertier nachschleppte. Nach Entfernung des Oberschlundganglienpaares wird also von seiten des Vordertieres infolge Fehlens hemmender Impulse die

schnellere Bewegungsform des Schwimmens gegenüber dem Kriechen bevorzugt.

Zweitens war festzustellen, ob dem Analganglion für das Schwimmen irgendeine besondere Bedeutung zukomme, so daß sich aus der Verbindung mit ihm beim Hintertier die Bevorzugung des Schwimmens und aus dem Fehlen dieser Verbindung bei dem mit Oberschlundganglien versehenen Vordertier das seltene Auftreten des Schwimmens erklären würde.

9. Nach Entfernung des Analganglions.

Ich beobachtete mehrere Egel aus dem soeben angeführten Grunde längere Zeit hindurch zunächst im intakten Zustande. Hierbei wurde festgestellt, daß die Zahl der Schwimmschläge, die sich während ein und desselben Schwimmvorganges ereigneten, durchschnittlich 20—30 betrug. Daneben kamen Fälle vor, in denen 100 oder noch mehr Schläge ausgeführt wurden, oder aber das Schwimmen fand bereits nach fünf oder noch weniger Schlägen sein Ende. Die Dauer des Schwimmens konnte durch Auftreffen auf eine Wand bestimmt werden, hing aber doch wohl auch von der augenblicklichen Stimmung des Tieres ab, wie langdauerndes Schwimmen lehrt, während dessen das Tier häufiger auf eine Wand traf.

In allen Fällen begann der intakte Egel, sobald er in das Aquarium gebracht wurde, sofort zu schwimmen, und zwar in der oben geschilderten normalen Lage. Stets setzte er sich früher oder später an der Seitenwand fest. Nach mehrtägiger Beobachtungszeit wurde das Analganglion von der Bauchseite her entfernt. Nach 7—8tägiger Ruhepause wurden die Untersuchungen fortgeführt.

Es war jetzt eine entscheidende Veränderung im Verhalten der Tiere zu konstatieren. Sobald ich den Egel in das Aquarium brachte, ließ er sich meist ohne jede Schwimmbewegung zu Boden sinken. Nur einige Male erfolgte das Absinken unter wenigen schwachen Schlägen; die Wellen liefen aber nicht in der sonst beobachteten Stärke über den Körper dahin, so daß nur eine schräg nach abwärts gerichtete Fortbewegung erfolgte. Nach Ausführung von meist weniger als zehn Schlägen war der Egel bereits auf den Boden des Aquariums gelangt. Manchmal setzte diese Welle erst ein, nachdem der Egel bereits ein Stück abgesunken war. Nur in seltenen Fällen wurden normale, bis zu 30 bis 40 Wellen umfassende Schwimmbewegungen beobachtet, wobei die Schwimmbahn in horizontaler Ebene lag. Es erfolgte dieses Schwimmen in der gleichen Form wie im intakten Zustande. Plötzlich aber hörten dann die Schwimmbewegungen auf, und der Egel sank zu Boden. Dieser Vorgang konnte sich sowohl frei in der Mitte des Aquariums wie auch nach Auftreffen auf eine Seitenwand vollziehen. Ein Schwimmen

war also noch nach Entfernung des Analganglions möglich, wenn auch nur in sehr abgeschwächter Form. Es kommt demnach dem Analganglion für das Schwimmen eine wesentliche Bedeutung zu, da bei seinem Fehlen die Schwimmtätigkeit fast ganz eingestellt wird.

Inwieweit das Schwimmen aber auch noch durch das Oberschlundganglienpaar beeinflußt wird, lehrt folgender weiterer Versuch. Es wurde allen Egeln ohne Analganglion jetzt auch noch das Oberschlundganglienpaar entfernt. Danach war wieder lebhaftes und langandauerndes Schwimmen zu beobachten wie bei einem Tier, dem nur das letztgenannte Ganglienpaar exstirpiert war. Diese Beobachtung lehrt, daß die Bauchmarkganglien ihrerseits ein koordiniertes Schwimmen zustande bringen können, daß sie aber bei Fehlen des Analganglions einer übermächtigen Hemmung durch das Oberschlundganglienpaar unterliegen. Erst nach Exstirpation auch dieses Ganglienpaares wird die Hemmung beseitigt, und die Bauchganglien können ihre Natur als Schwimmcentrum erkennen lassen.

Diese vermögen also allein von sich aus die Schwimmbewegung in Gang zu bringen; wenn sie aber noch in Verbindung mit den Oberschlundganglien stehen, so unterliegen sie einer stark hemmenden Wirkung von Seiten dieser. Das Analganglion ist es, das diesem letztgenannten Einfluß weitgehend die Waage hält. Dies wird deutlich, sowie man in der geschilderten Weise das Analganglion und hierauf die Oberschlundganglien exstirpiert: Nach der ersten Operation schwimmt das Tier überhaupt nicht mehr oder nur in äußerst geringem Maße, nach der zweiten hat es seine Schwimmfähigkeit wieder erlangt.

V. Lichtrückenreflex.

1. Beim intakten Tier.

Bei den bisher geschilderten Versuchen war stets mit diffusem Oberlicht gearbeitet worden. Es galt zu prüfen, welche Änderungen des Verhaltens sich durch Änderung der Lichtrichtung ergeben würden. Traten bei Ober- und Unterlicht Unterschiede auf, so war damit gezeigt, daß *Hirudo* bei seiner Orientierung im Raum auch die Lichtrichtung berücksichtigt. Bei Oberlicht schwamm der Egel — abgesehen von der Schiefstellung in einer Kurve — nur in Normallage, d. h. die Bauchseite zeigte nach abwärts, die Dorsalseite war also dem einfallenden Lichte zugekehrt. Eine derartige Einstellung zur Lichtrichtung war von vornherein zu erwarten, da diese Versuchsanordnung bezüglich der Lichtverhältnisse den natürlichen Bedingungen entspricht. In weiteren Versuchen ließ ich das Licht von unten her in das Aquarium einfallen, nachdem der schwarze Bodenbelag entfernt und das Aquarium oben mit schwarzer Pappe bedeckt war.

Bei dieser Aufstellung der Lichtquelle trat eine auffällige Änderung im Verhalten des Versuchstieres ein. Der Egel schwamm vorwiegend zunächst in senkrechten Bogen nach oben, dann — und zwar bis zu sechs Schläge — in horizontaler Richtung. In dieser Lage zeigte die Bauchseite nach oben, die Rückenseite war nach abwärts der Lichtquelle zugewandt. Dann aber führte der Egel erneut einen Bogen aus, so daß er jetzt die Normallage wiedergewann. Die Schwimmbahn glich dem Looping eines Kunstfliegers. Diese Schwimmbahnen wurden bei allen Egeln beobachtet, mußten also eine Folge der veränderten Lichtverhältnisse sein. Gelegentlich konnte sogar beobachtet werden, daß Egel nach einem solchen Schwimmen auf dem Boden des Aquariums in Rükkenlage zur Ruhe kamen und in dieser Lage bis zu 30 Sekunden verharrten. Danach setzten, ohne daß eine Korrektion der Lage erfolgt war, wieder Schwimmbewegungen ein. Auch diese Beobachtung wies auf einen starken Einfluß der Lichtrichtung hin.

Der Egel, der unter natürlichen Bedingungen die Rückenseite in Richtung des Lichteinfalles nach oben einstellt, sucht also ebenfalls bei Unterlicht diese Körperseite der Lichtquelle zuzukehren. Es ist dies eine Einstellung zur Lichtrichtung, wie man sie bereits bei vielen Arthropoden beobachtet und mit v. Buddenbrock als Lichtrückenreflex bezeichnet hat.

Bei Krebsen kann neben diesem Reflex ein Schweresinn bestehen, der ihn normalerweise mehr oder weniger vollständig überdeckt; schaltet man den Schweresinn durch Entfernung der Statocysten aus, so tritt der Lichtrückenreflex voll in die Erscheinung und dient dem betreffenden Versuchstier zur Orientierung im Raum. Allerdings nicht immer scheint der Schweresinn an besondere Schweresinnesorgane gebunden zu sein; dies gilt für manche Insekten und Krebse; v. Buddenbrock spricht dann von einem »allgemeinen Lagereflex« und nimmt an, daß die Schwere der einzelnen Körperorgane das Tier über die Raumrichtungen in Kenntnis setzt.

Das zuletzt Gesagte trifft auch für *Hirudo* zu. Statocysten sind bei ihm nicht bekannt, eine Lokalisation des Schweresinnes ist bisher noch nicht gelungen, und doch ist bei ihm — wie meine Untersuchungen lehren — ein solcher Sinn vorhanden. Diese Schwimmbahnen nach aufwärts sind als Interferenzreaktionen zwischen Lichtrückenreflex und Schweresinn aufzufassen. Einerseits sucht der Schweresinn den Egel in Normallage, d. h. in Bauchlage, zu halten, daneben setzt sich der Lichtrückenreflex in Geltung. Keiner dieser beiden Faktoren vermag den anderen vollkommen zu überdecken, so daß die Schwimmbahn einen Kompromiß darstellt. Wäre es möglich, den Schweresinn experimentell auszuschalten, so ließe sich denken, daß auch bei *Hirudo* der Licht-

rückenreflex in gleicher Stärke wie bei entstateten Crustaceen in die Erscheinung treten würde.

Es lag mir daran, zu prüfen, ob der Lichtrückenreflex vom Oberschlundganglienpaar abhängig ist. Da aber Egel ohne Oberschlundganglien infolge dorsaler Aufkrümmung des Vorderendes ähnliche Schwimmbahnen beschreiben wie intakte Egel bei Unterlicht, wäre man bei enthirnten Tieren nicht in der Lage, bei Beleuchtung von unten her zu entscheiden, ob noch Lichteinfluß vorhanden ist oder nicht. Deshalb mußte eine andere Methode gefunden werden, die bei den der Oberschlundganglien beraubten Egeln eine einwandfreie Untersuchung daraufhin gestattete, ob der Lichtrückenreflex noch vorhanden sei. Diese Methode bestand darin, daß ich die Egel zwischen zwei Glasplatten beobachtete. Als für diese Untersuchungen geeignet erwies sich ein Abstand der beiden Glasscheiben von nur 3 mm. Daß dieser geringe Zwischenraum und die dauernde Berührung der Rückenseite die Ergebnisse nicht störend beeinflußte, bewies das Verhalten intakter Tiere. Auch wurden die Egel in keinem Falle mechanisch durch Quetschung in der Bewegung behindert, einzig und allein das Hochwölben des Körpers nach jedem Schritte wurde verhindert. Je nach der Stellung der Lampe befand sich über der oberen oder unter der unteren Glasplatte ein Stück schwarzer Pappe, um sonstige Lichtstrahlen fernzuhalten.

Brachte ich einen intakten Egel bei Oberlicht zwischen die beiden Glasplatten, so ging er nach Ausführung der üblichen Suchbewegungen, stets die Bauchseite abwärts kehrend, umher; nie machte sich die Berührung der Dorsalseite in der Weise bemerkbar, daß der Egel bei den Suchbewegungen das Vorderende mit dem Mundsaugnapf an die obere Glasplatte führte. Sobald ich aber jetzt von unten statt von oben her Licht einfallen ließ, brachte das Tier bei seinen Suchbewegungen das Vorderende in Rückenlage, so daß der Mundsaugnapf die obere Glasplatte berührte. In der Folge konnte der Egel wieder vollkommen in Normallage zurückgehen, um dann bei erneuten Suchbewegungen wiederum sein Vorderende in Rückenlage zu bringen. In sehr vielen Fällen erfolgte aus dieser Lage heraus Streckung; der Mundsaugnapf sog sich an der oberen Platte fest und zog dann bei nachfolgender Längsmuskelkontraktion den ganzen Körper in Rückenlage, so daß damit die gesamte Rückenseite der Lichtquelle zugewandt war. Häufig ging der Egel dann in dieser Stellung an der oberen Glasscheibe weiter, bis er an den Rand gelangte. Nur in einigen Fällen vermochte sich der Schweresinn bei dieser Raumorientierung Geltung zu verschaffen, indem sich der Egel nach Erreichen der Rückenlage trotz Beleuchtung von unten sofort in Normallage zurückdrehte. Wurde das Unterlicht durch Oberlicht ersetzt, während sich der Egel in Rückenlage befand, so setzten sofort Suchbewegungen ein, die das Tier wieder in die Normallage brachten. Denn da jetzt Schwere- und Lichtsinn im gleichen Sinne wirk-

ten, so trat diese Reaktion stets sehr prompt ein. Demgegenüber arbeiteten bei Unterlicht Schwere- und Lichtsinn im entgegengesetzten Sinne, und deshalb kam es hier zu Interferenzen zwischen Licht- und Schweresinn; im allgemeinen obsiegte der erstere, in manchen Fällen aber auch der letztere.

Wieweit speziell das Haften der Saugnäpfe an einer der beiden Glasplatten von Einfluß war und die Raumorientierung zu beeinflussen vermochte, sollten Versuche bei sehr schwachem rotem Licht zeigen; das letztere ließ keinen nachweisbaren Einfluß im Verhalten des Tieres erkennen.

Diese Untersuchungen bestätigten endgültig, daß ein Schweresinn vorhanden ist. Brachte ich den Egel in Normallage zwischen die beiden Glasplatten, so behielt er dauernd diese Orientierung bei; dagegen drehte er sich aus der Rückenlage stets in Normallage zurück. Dieses Verhalten beweist eindeutig das Vorhandensein eines Schweresinnes, gleichzeitig stellte sich heraus, daß es ohne oder nur von untergeordneter Bedeutung ist, ob die Saugnäpfe an einer der beiden Glasscheiben und an welcher von ihnen haften. Es wurde niemals bei diesem schwachen roten Licht ein längeres Verweilen in Rückenlage beobachtet, stets war der Egel sofort bestrebt, wieder die Normallage zu erreichen.

Bei *Hirudo* ergeben sich infolge der Innervationsverhältnisse der Augen weitergehende Untersuchungsmöglichkeiten als bei den Arthropoden, deren Augen vom Oberschlundganglienpaar innerviert werden. Bei den Arthropoden läßt sich die Frage also nicht entscheiden, ob etwa der Lichtrückenreflex an das Oberschlundganglion gebunden ist, da mit dessen Exstirpation zugleich auch die Augen außer Funktion gesetzt werden. Doch ist die Untersuchung dieser Frage bei den medizinischen Blutegeln möglich. *Hirudo* verfügt über fünf Paar Becheraugen, die im Vorderende bis zum achten Ringel einschließlich liegen. Außerdem finden sich nach Livanow, Leuckart und anderen Autoren über die ganze Oberseite des Körpers verteilt die Sensillen, deren Zellen den gleichen Bau wie die Retinazellen der Becheraugen aufweisen. Das erste der fünf Paar Becheraugen erhält seine Nerven direkt aus dem Oberschlundganglienpaar, bereits die Nerven des zweiten Paares zweigen von den Schlundconnectiven ab; letzten Endes ist ihr Ursprung höchstwahrscheinlich in das Unterschlundganglion zu verlegen, das auch für die übrigen drei Augenpaare die Nerven abgibt. Hier besteht also die Möglichkeit, durch Entfernung des ersten und, um ganz sicher zu gehen, auch des zweiten Augenpaares zu erreichen, daß keines der verbliebenen Augen noch vom Oberschlundganglienpaar innerviert wird. Wenn der Lichtrückenreflex nach Exstirpation der beiden ersten Augenpaare erhalten blieb, ließ sich des ferneren prüfen, ob er erlöschen würde, wenn außerdem noch das Oberschlundganglienpaar entfernt wurde. Licht konnte ja auch nach einem solchen Eingriff noch fernerhin durch das Tier perzipiert werden, denn die drei hinteren Augenpaare und die Sensillen wurden durch ihn nicht betroffen.

2. Nach Entfernung der beiden ersten Augenpaare.

Es wurde nun zunächst das erste Augenpaar mit einer feinen Glasnadel entfernt, so daß keine Lichtsinneszelle zurückblieb. Nach mehrtägiger Ruhepause wurden die gleichen Versuche ausgeführt, wie ich sie mit intakten Egeln angestellt hatte. Sowohl im schwarz ausgekleideten Aquarium wie auch bei dem Versuch zwischen zwei Glasplatten konnte der Einfluß der Lichtrichtung in der bisherigen Stärke beobachtet werden; der Lichtrückenreflex trat also wie beim intakten Tier in die Erscheinung. Auch eine nachfolgende Entfernung des zweiten Augenpaares brachte keine Änderung im Verhalten. Die Egel reagierten in unveränderter Weise auf das Licht. Das Fehlen der beiden vorderen Augenpaare beeinträchtigt also nicht das Zustandekommen des Lichtrückenreflexes. Es bestand nun die Möglichkeit, daß diese Einstellung zur Lichtrichtung durch Impulse vom Oberschlundganglienpaar bewirkt wurde, indem es die durch die drei hinteren Augenpaare aufgenommenen Lichtreize zur Ausführung des Lichtrückenreflexes auswertete. Träfe dieses zu, so dürfte nach Exstirpation des genannten Ganglienpaares der Lichtrückenreflex nicht mehr in Erscheinung treten.

3. Nach Entfernung der beiden ersten Augenpaare und der Oberschlundganglien.

Nachdem bei allen Egeln, denen die beiden ersten Augenpaare entfernt waren, das Vorhandensein des Lichtrückenreflexes festgestellt worden war, wurde bei ihnen nunmehr auch das Oberschlundganglienpaar exstirpiert. Da dieser Eingriff dorsales Aufkrümmen des Vorderendes bedingt, woraus Schwimmen auf vertikalen Kreisbahnen resultiert, so war im Aquarium eine Entscheidung nicht zu treffen, ob sich auch noch bei solchen Tieren das Licht Geltung verschaffen könne. Das Schwimmen bei Ober- und Unterlicht unterschied sich also in keiner Weise voneinander. Deshalb konnte allein Beobachtung des Egels zwischen zwei Glasplatten bei Unterlicht eine Entscheidung erbringen, ob ein Lichteinfluß noch vorhanden war.

Sobald ich den Egel bei Unterlicht zwischen die beiden Platten brachte, setzten sofort die typischen Suchbewegungen ein, die den Mundsaugnapf nach Drehung des Vorderendes an die obere Glasplatte führten, indem dabei das Vorderende in Rückenlage gelangte. Nach kurzen Suchbewegungen sog sich der Mundsaugnapf an der oberen Glasplatte fest, und das Gesamttier gewann die Rückenlage, so daß jetzt wieder die Rückenseite dem Licht zugewandt war. Das Tier ging dann wie ein intaktes an der oberen Glasscheibe weiter, bis es an den Rand gelangte. Dieses Versuchsergebnis liefert den eindeutigen Beweis, daß bei *Hirudo* der Lichtrückenreflex nicht vom Oberschlundganglienpaar abhängig ist.

Wollte man hier einwenden, daß auch beim Gehen zwischen zwei Glasplatten das dorsale Erheben des Vorderendes von der Unterlage sich im gleichen Sinne bemerkbar mache und hierauf vielleicht die Umdrehung in Rückenlage zurückzuführen sei, so müßte eine entsprechende Umdrehung auch bei Oberlicht eintreten. Wie aber die Beobachtung zeigte, verhielt sich der Egel nach Entfernung des Oberschlundganglienpaares und der ersten beiden Augenpaare bei Oberlicht bezüglich des Lichtrückenreflexes wie im intakten Zustande. Er ging unter lebhaften Suchbewegungen in Normallage umher. Wohl stieß das Vorderende bei den Suchbewegungen mehrmals gegen die obere Glasplatte, niemals aber führte dies zu einer Drehung des Vorderendes. Deshalb muß man für die bei Unterlicht eintretende Umdrehung den Lichteinfluß verantwortlich machen.

4. Nach Entfernung aller Augen und der Ober- und Unterschlundganglien.

Es wurden nun den Tieren, denen die beiden ersten Augenpaare und das Oberschlundganglienpaar entfernt worden waren, noch die übrigen drei Augenpaare exstirpiert, um festzustellen, ob sie den Lichtrückenreflex vermitteln. Wie meine Untersuchungen zeigten, war selbst nach sorgfältigster Entfernung der Augen der genannte Reflex noch erhalten. Beim Schwimmen allerdings war der Lichteinfluß wieder nicht zu erkennen, da der Egel infolge der Zwangshaltung des Vorderendes auf den schon beschriebenen vertikalen Kreisbahnen schwamm. Sehr deutlich aber trat er in die Erscheinung bei Untersuchung zwischen den beiden Glasplatten, und zwar erfolgte der Lichtrückenreflex in gleicher Weise wie beim intakten Tier. Durch diese Beobachtungen ist das Vorhandensein eines Hautlichtsinnes bewiesen.

Dieser Befund entspricht den Angaben Leuckarts und Livanows, daß in den Sensillen Zellen gegeben sind, die mit den Retinazellen der Becheraugen des Vorderendes in jeder Weise übereinstimmen. Diese Sensillen sind jetzt die einzigen noch vorhandenen lichtempfindlichen Elemente, und sie allein sind sogar in der Lage, den Lichtrückenreflex zu vermitteln.

Es war des weiteren zu entscheiden, ob das Zustandekommen des Lichtrückenreflexes vermittels der durch den Hautlichtsinn perzipierten Reize etwa an das Unterschlundganglion geknüpft sei. Es wurde also nach Entfernung aller Augen und des Oberschlundganglienpaares noch das Unterschlundganglion exstirpiert. Durch diesen weiteren Eingriff am Centralnervensystem war übrigens zugleich die sichere Gewähr gegeben, daß keine Augenzellen, falls solche infolge ungenauer Augenoperationen etwa doch zurückgeblieben wären, noch mit dem Centralnervensystem in Verbindung standen. Lichtreize konnten also jetzt unter allen Umständen nur durch die Sensillen aufgenommen werden.

Brachte ich den Egel bei Oberlicht in das Aquarium, so schwamm er, wie bereits geschildert, in Normallage. Bei Unterlicht traten dann sofort die auch schon in intaktem Zustande beobachteten Interferenzreaktionen in Erscheinung. Das Tier schwamm während mehrerer (und zwar gelegentlich bis zu sechs) Schläge in Rückenlage, um aber immer wieder in Normallage zurückzukehren. Beim Versuch zwischen zwei Glasplatten ließ sich der Lichteinfluß leider nicht einwandfrei nachweisen, da die Egel nach Exstirpation des Unterschlundganglions sich nicht mehr mit dem Mundsaugnapf festsaugen können und außerdem nur sehr schwer zu Progressivbewegungen zu veranlassen sind. Ich habe selbst durch mehrmalige Berührung den zwischen den Glasplatten ruhig daliegenden Egel nie zum Gehen bringen können. Nur einige wenige Male konnten Ansätze zur Umdrehung in Rückenlage beobachtet werden, doch wurden diese Bewegungen stets vor Erreichung der Rückenlage sistiert. Es reicht aber jene Beobachtung aus, daß während des Schwimmens bei Unterlicht ein Lichtrückenreflex deutlich gemacht werden kann, um die Angabe sicherzustellen, das Vorhandensein von Bauchmark und Hautlichtsinn genüge schon für das Auftreten des Lichtrückenreflexes.

VI. Umdrehbewegung.

1. Beim intakten Tier.

Legt man einen intakten Blutegel mit dem Rücken nach abwärts auf eine Unterlage, so versucht er stets, sich wieder in Normallage, d. h. in die Bauchlage, zurückzudrehen.

v. Uexküll gibt an, daß in dem Maße, als bei einem Blutegel die Körperlänge durch Abschneiden von Stücken verkürzt wurde, die Tendenz, sich umzudrehen, abnehme. Doch scheint mir v. Uexküll Umdrehtendenz und die Fähigkeit, sich umzudrehen, zu verwechseln. Ein sehr kurzes Stück kann sich naturgemäß sehr viel schlechter umdrehen als ein längeres. Bei *Lumbricus* konnte Focke durch genaue Messungen zahlenmäßig die Abhängigkeit der Umdrehzeit von der Segmentzahl der Teilstücke nachweisen. Es ist also nicht angängig, wie v. Uexküll dies tat, in einer Verlängerung der Umdrehzeit eine Abnahme der Umdrehtendenz zu erblicken. Nach Loeb können abgeschnittene Hinterenden sich noch umdrehen.

Ich selbst habe dies bei meinen Versuchen bestätigen können. Wenn das Teilstück zu kurz war, führten die sofort einsetzenden Bewegungen nicht immer zum Erfolg. Die Ansicht, die Umdrehtendenz habe abgenommen, ist nicht haltbar; denn sie ist noch vorhanden, wohl aber wird die Möglichkeit, die Normallage wieder zu erreichen, eine immer geringere, und schließlich verhindert die Kürze des Teilstückes rein mechanisch eine Rückdrehung.

Um die Lichtverhältnisse während der Untersuchungen gleichbleibend zu gestalten, wurde das Versuchsfeld mit einem 15 cm hohen schwarzen Papprahmen umstellt und unter die Glasplatte ebenfalls schwarzes Papier gelegt. Bei Versuchen mit Unterlicht wurde das unten befindliche schwarze Papier fortgenommen und oben auf den schwarzen Papprahmen darauf gelegt.

Mehrere Methoden ließen sich unterscheiden, nach denen sich die Egel umdrehten. Die häufigste Form war die, daß in der Rückenlage das Vorderende durch Ringmuskelkontraktion vorgeschoben wurde und sich bei der Streckung über eine der beiden Körperseiten in Bauchlage drehte. Nach voller Streckung des Vorderendes sog sich dann der Mundsaugnapf auf der Unterlage fest und zog durch nachfolgende Längsmuskelkontraktion den ganzen Körper in die Normallage zurück. Andere Möglichkeiten, die Umdrehbewegung auszuführen, waren die folgenden: Das Vorderende wurde von der Unterlage abgehoben, führte nach rechts und links Suchbewegungen aus und erreichte schließlich die Unterlage, um nach Festsaugen des Mundsaugnapfes durch Kontraktion das Hinterende nachzuziehen. Bei den Suchbewegungen konnte das Vorderende auch über die Bauchseite entlang streichen. Erst nachdem der Mundsaugnapf dann hinter dem hinteren Saugnapfe die Unterlage erreicht hatte, sog er sich fest. Den drei bisher beschriebenen Möglichkeiten ist gemeinsam, daß stets zuerst das Vorderende in Normallage gebracht und daß nach Festsaugen des Mundsaugnapfes der übrige Körper vermittels Längsmuskelkontraktion nachgezogen wurde. In anderen Fällen spielte das Vorderende und der Mundsaugnapf nicht die Hauptrolle. Sobald ich den Egel in Rückenlage gebracht hatte, konnten lebhaft schlagende, vertikal gerichtete Bewegungen einsetzen, bei denen der Körper wie beim Schwimmen abgeplattet war. Diese Bewegungen gestatteten dem Egel in den meisten Fällen ein sehr schnelles Erreichen der Normallage. Die Umdrehzeit war häufig bedeutend kürzer, als wenn sich der Egel nach einer der oben geschilderten Methoden umdrehte. In seltenen Fällen krümmten sich die beiden Körperenden ein, wodurch der Körper mit der Bauchseite nach oben hochgewölbt wurde und schließlich auf die Seite fiel. Nach noch stärkerer Krümmung streckte sich der Körper wieder, von der Körpermitte anfangend, wobei der Egel über die Seite in Normallage geriet. Bei dieser Umdrehbewegung wurden die Saugnäpfe ebenfalls nicht gebraucht.

Zunächst mußte bei Oberlicht bei jedem Tier geprüft werden, ob etwa bei der Umdrehbewegung eine dauernde Bevorzugung der einen Körperseite vorlag. Die Beobachtungen ergaben einwandfrei, daß sich die Tiere ebensooft über die rechte wie über die linke Seite aus der

Rückenlage umdrehten. An jedem Tag wurden 25 oder 50 Umdrehungen beobachtet. Allerdings konnte sich an einzelnen Tagen das Zahlenverhältnis bald zugunsten dieser, bald zugunsten jener Seite verschieben. Nach einer Beobachtung von 200—300 Umdrehungen war aber das Verhältnis stets ungefähr 1 : 1.

Sowohl bei Ober- wie bei Unterlicht wurden die Umdrehzeiten gemessen. Als Umdrehzeit galt die Zeit vom Einsetzen der Bewegungen bis zu dem Moment, wo der Egel sich wieder vollständig in Normallage befand. Die erste Spalte der Tabelle 2 gibt die Durchschnittswerte von 100 bei vier Tieren an mehreren Tagen gemessenen Zeiten wieder,

Tabelle 2. Durchschnittswerte der Umdrehzeiten in Sekunden.

	Intakt			Ohne Oberschlundganglien			
	I. Oberlicht	II. Unterlicht	II : I in %	III. Oberlicht	IV. Unterlicht	III : I in %	IV : III in %
Tier 1	4,4	10,5	238,5	2,5	3,0	57	120
» 2	6,8	17,2	253	3,7	4,9	54,5	132,5
» 3	7,4	20,2	273	3,2	5,9	43	184,5
» 4	7,2	24,2	336	2,2	4,1	30	191

sie lagen für Tier 2, 3 und 4 bis auf geringe Abweichungen nahe beieinander. Die Differenz, die Tier 1 demgegenüber aufweist, muß auf individuelle Eigentümlichkeiten zurückgeführt werden. Die von ein und demselben Tier gewonnenen Werte zeichneten sich durch eine weitgehende Gleichförmigkeit aus. Auf Tier 4 sei als Beispiel eingegangen, von dem ich die an einem Tage gemessenen Zeiten in der Tabelle 3 wiedergegeben habe. Der Mittelwert aller überhaupt von diesem Egel im intakten Zustande ausgeführten Umdrehungen betrug 7,2 Sekunden; in 50% der Fälle drehte sich das Tier bei der in Tabelle 3 wiedergegebenen Serie in 6—8 Sekunden um; das Minimum der benötigten Zeit betrug hierbei 3, das Maximum 14 Sekunden.

An ein und demselben Tage wurden Umdrehungen bei Ober- und Unterlicht beobachtet, um zu erreichen, daß die Tiere sich nach Möglichkeit in der gleichen physiologischen Stimmung befanden. Bei Beleuchtung von unten her zeigte sich ein beträchtlicher Unterschied gegenüber den Beobachtungen bei Oberlicht, nicht nur, was die beobachteten Umdrehzeiten, sondern auch, was das Verhalten während des Umdrehens betrifft. Wie ich im vorigen Kapitel nachwies, besitzt die Lichtrichtung einen ausschlaggebenden Einfluß auf das Verhalten des

intakten Egels. Während der hier zu schildernden Versuche wurden in der Regel die Suchbewegungen in Rückenlage ausgeführt, d. h. das Vorderende streckte sich, ohne sich zunächst über eine Seite zu drehen. Dabei wurde es bald in die eine, bald in die andere Richtung vorgeschoben. Sehr oft geschah die Umdrehung erst dann, wenn das Vorderende von der Unterlage erhoben worden war und seitwärts auf diese zurückfiel. Danach sog sich der Mundsaugnapf fest und zog durch Längsmuskelkontraktion den ganzen Körper in Normallage. In einigen Fällen erfolgte auch Umdrehung ohne lange Suchbewegungen, so daß scheinbar kein Lichteinfluß vorhanden war. Dadurch erklären sich die erhaltenen Differenzen der Umdrehzeiten. Im Durchschnitt ergab sich aber bei allen Tieren eine beträchtliche Zunahme der Umdrehzeit; diese konnte das Zwei- bis Dreifache der bei Oberlicht gemessenen betragen (Tabelle 2). Wiederum sei genauer auf Tier 4 als Beispiel eingegangen. Während mancher Umdrehungen vermochte der Egel intracentral das Licht auszuschalten und sich lediglich mit Hilfe des Schweresinnes und auf Grund der Berührung der Dorsalseite und des Nichtberührtwerdens der Ventralseite zu orientieren. Der diesen Faktoren bei Unterlicht entgegenwirkende Lichtrückenreflex verschaffte sich allerdings in vielen Fällen Geltung, was in der Verlängerung der Umdrehzeiten zum Ausdruck kommt; in einigen Fällen vermochte er sogar ein Erreichen der Normallage überhaupt vollkommen zu verhindern. Nachdem längere Zeit hindurch Suchbewegungen ausgeführt worden waren, konnten diese schließlich

Tabelle 3. Einzelwerte von Tier 4 an je einem Tage im intakten Zustande und nach Entfernung der Oberschlundganglien.

		Umdrehzeiten in Sekunden																								
Intakt	Oberlicht	14	4	8	6	7	9	7	5	7	7	7	6	11	4	6	6	7	9	4	4	5	10	3	7	
	Unterlicht	57	4	5	22	6	69	∞	27	12	∞	88	10	35												
Ohne Oberschlundganglien	Oberlicht	1	0,8	1,6	2,4	1,2	1,2	2,8	1,2	2,4	1,2	4,6	1,6	3,6	1,4	1,2	1,6	2,8	1,2	1	1,4					
	Unterlicht	2	11	7,4	3	3	2,2	4,4	2	5	3	3,8	3,6	4,4	3	2,6	8,6	3,4	3,2	4	3	2	5	2,8	3	36,4	3,4

gänzlich eingestellt werden, und der Egel kam in Rückenlage für längere oder kürzere Zeit zur Ruhe. Gelegentlich konnten erneut Suchbewegungen einsetzen, die schließlich zur Einnahme der Normallage führten. Infolge der veränderten Lichtverhältnisse waren fast durchgehend erhebliche Erhöhungen der Umdrehzeiten festzustellen. Tabelle 3 zeigt dies in voller Deutlichkeit. Mit ∞ habe ich die Fälle bezeichnet, in denen keine Umdrehung erfolgte, der Egel also in Rückenlage länger als 3 Minuten liegen blieb. — Diese Fälle habe ich bei der Berechnung der Mittelwerte unberücksichtigt gelassen. In der Tabelle 2 sind außer den durchschnittlichen Umdrehzeiten auch deren prozentuale Beziehungen angegeben.

2. Nach beiderseitiger Entfernung des Oberschlundganglions.

Bei den bisherigen Untersuchungen hatte ich nachweisen können, daß das Oberschlundganglienpaar in gewissem Sinne als Hemmungscentrum aufzufassen ist. Da die Umdrehbewegung im engsten Zusammenhange mit der Gehbewegung steht, trat die Enthemmung nach Exstirpation der Oberschlundganglien auch bei der Umdrehbewegung zutage. Sobald ich einen der Oberschlundganglien beraubten Egel auch nur von der Unterlage löste, um ihn in Rückenlage zu bringen, setzten lebhafte schlagende Bewegungen ein. Es war daher sehr schwer, den Egel korrekt in Rückenlage zu bringen. In Rückenlage fuhr der Egel fort, diese schlagenden Bewegungen auszuführen. Auf diese Weise gelang es ihm meist sehr schnell, wieder die Normallage zu gewinnen. Häufig fiel er dabei ohne weiteres über die Seite in Bauchlage. Bei fast allen zu diesen Untersuchungen verwandten Egeln erfolgte in der Mehrzahl der Fälle in Rückenlage dieses lebhafte Schlagen. Daneben drehten sie sich in einigen Fällen auf die bei intakten Tieren gebräuchlichere Weise um, indem sie zuerst das Vorderende in Bauchlage brachten. Nur wenige Egel wiesen die Eigentümlichkeit auf, daß sie diese letztere Form des Umdrehens gegenüber dem lebhaften Schlagen bevorzugten, ja zeitweise ausschließlich gebrauchten. Daß nicht das lebhafte Schlagen gegenüber dem in intaktem Zustande häufiger beobachteten Typ der Umdrehbewegung eine Verkürzung der Umdrehzeit bewirkt, beweist die Tatsache, daß in Tier 3 und 4 Individuen vorliegen, die vornehmlich nicht durch Schlagen die Normallage erreichten. Und gerade bei diesen beiden Tieren ist im Vergleich zu Tier 1 und 2 eine größere prozentuale Abnahme der Umdrehzeit zu bemerken.

Die Verkürzung der Umdrehzeit erklärt sich ebenfalls aus dem Fehlen des hemmenden Einflusses der Oberschlundganglien. Sobald

ich den Egel in Rückenlage legte, fehlte auf der Ventralseite die Berührung, dagegen war eine solche auf der Dorsalseite vorhanden. Als Unterstützung tritt zweifellos auch noch der Schweresinn hinzu. Aus Tabelle 2 und 3 geht hervor, daß z. B. bei Tier 4 die Umdrehzeit durchschnittlich nur noch 30% der im intakten Zustande ermittelten betrug. Im ungünstigsten Falle war sie immer noch auf 57% reduziert. Die an ein und demselben Tage gefundenen Einzelwerte konnten noch bedeutend unter dem endgültigen Durchschnittswert liegen. So wurden für die Erreichung der Normallage mehrmals nur 1—1,2 Sekunden gebraucht, in einigen Fällen sogar nur 0,8 Sekunden. — Eine derartig kurze Umdrehzeit konnte auch vorliegen, wenn ein Egel — wie z. B. Tier 4 — sich nicht durch Schlagen, sondern in der allgemein bei intakten Tieren beobachteten Form umdrehte. Durchgehend war die Abnahme der Umdrehzeit bei allen Exemplaren sehr bedeutend.

Wie verhalten sich die Egel ohne Oberschlundganglienpaar bei Unterlicht? Es wurden wieder die Versuche bei Ober- und Unterlicht am gleichen Tage nach mehrstündiger Pause ausgeführt. Wie die Einzelmessungen von Tier 4 zeigen, war die Umdrehzeit im allgemeinen länger als bei Oberlicht, einige Werte lagen allerdings den bei Oberlicht gewonnenen nahe. Daneben wurden vereinzelt lange Umdrehzeiten gefunden. Im Durchschnitt war, wie aus Tabelle 2 ersichtlich, bei allen Tieren eine deutliche Zunahme der Umdrehzeit festzustellen. Diese betrug im Maximum 91%; die geringste Zunahme war bei Tier 1 erfolgt, betrug aber immerhin noch 20%.

Alle bei Unterlicht erhaltenen Werte beweisen, daß ein Einfluß der Lichtrichtung vorhanden ist; jedoch vermag der Lichtsinn sich nicht mehr so stark wie im intakten Zustande Geltung zu verschaffen, da jetzt alle Reaktionen ungehemmter und stürmischer erfolgen. So wurden bei Unterlicht in Rückenlage nur noch wenig Suchbewegungen ausgeführt. Niemals wurde beobachtet, daß der Egel sich unter dem Einfluß der Lichtrichtung nicht mehr umzudrehen vermochte und in Rückenlage auf der Unterlage liegen blieb. Immerhin war eine merkliche Zunahme der Umdrehzeit bei Unterlicht gegenüber Oberlicht festzustellen. Zwischen den einzelnen Durchschnittswerten ergaben sich interessante Beziehungen. Ich habe die Nummerierung der Tiere entsprechend der bei Unterlicht im intakten Zustande erfolgenden Zunahme der Umdrehzeit vorgenommen. Danach nahm also die Bedeutung des Lichtsinnes für die betreffenden Exemplare in der Reihenfolge von 1 bis 4 zu. Vergleicht man nun die an denselben Tieren nach Entfernung der Oberschlundganglien gewonnenen Durchschnittswerte miteinander, so

ergibt sich, daß, wenn auch absolut gemessen, die Verzögerung nicht in gleicher Weise zunahm, dennoch die Reihenfolge der Tiere beibehalten bleibt, wenn man für jedes Tier die relative Verzögerung seiner Umdrehung errechnet. So zeigte Tier 1 wieder den geringsten Lichteinfluß, während er bei Tier 4 die stärkste Wirkung zeigte. In keinem Falle allerdings erreichte die Zunahme denselben Grad wie im intakten Zustande.

3. Nach Entfernung des Unterschlundganglions.

Brachte ich einen Egel nach Exstirpation des Unterschlundganglions in Rückenlage, so setzten sofort Bewegungen ein, die allerdings nicht in allen Fällen zu einem Erreichen der Normallage führte. Hierbei wurde nach Streckung des Vorderendes zunächst dieses in Bauchlage gedreht. Da sich aber der Mundsaugnapf nicht mehr festsaugen kann, erreichte der Egel die Normallage meist erst nach Ablauf mehrerer Längsmuskelkontraktionen. Mehrmals wurde beobachtet, daß nach halber Umdrehung die Bewegungen eingestellt wurden und der Egel dann in dieser Lage liegen blieb; in anderen häufigen Fällen erfolgten in Rückenlage nur sehr schwache Bewegungen, die schließlich vollkommen aufhörten, ohne eine Korrektion der Lage gebracht zu haben. Brachte ich die Tiere in Rückenlage in ihr Aufbewahrungsgefäß, so konnte es geschehen, daß nach wenigen Bewegungen die Rückenlage beibehalten wurde. Dann konnte man selbst nach mehreren Tagen noch keine Lageveränderung feststellen. Dasselbe konnte ich erreichen, wenn ich ein Umdrehen verhinderte. Der Egel blieb dann schließlich nach längeren vergeblichen Versuchen in Rückenlage liegen. In beiden Fällen, ob ich nun ein Umdrehen verhinderte oder der Egel von sich aus auf ein Umdrehen verzichtete, war auffällig, daß der hintere Saugnapf eingerollt wurde und Berührung mit der Bauchfläche gewann. Versuche über die Rolle, die die Berührung des hinteren Saugnapfes spielt, ergaben keine einheitlichen Resultate. In mehreren Fällen erfolgte trotz Berührung des hinteren Saugnapfes mit einem Objektträger Umdrehung, in anderen Fällen unterblieb sie jedoch. Man könnte zur Erklärung, daß hier noch Umdrehung erfolgte, außer dem Nichtberührtwerden der übrigen Ventralseite auch noch den Schweresinn heranziehen.

Wenn eine Umdrehung unterblieb oder nur unvollständig erfolgte, so hatte das seinen Grund in der Bedeutung des Unterschlundganglions für den rhythmischen Ablauf der Muskelkontraktionen. Es waren nur selten Ansätze zum Gehen beobachtet worden. Da Gehen und Umdreh-

bewegung eng miteinander zusammenhängen, so ist es verständlich, daß mit dem Ausfall der Gehbewegungen auch die Umdrehbewegungen eine Beeinträchtigung erfahren haben.

4. Nach Durchtrennung der Verbindung zwischen rechtem und linkem Oberschlundganglion.

Beim Schwimmen hatte die Trennung von rechter und linker Hirnhälfte sehr erhebliche Störungen bewirkt, beim Gehen war sie nur von geringer Bedeutung gewesen. So waren auch für die Umdrehbewegung nach diesem Eingriff geringfügige Änderungen zu erwarten.

Sobald ich den operierten Egel in Rückenlage brachte, setzten Muskelkontraktionen ein. Das Vorderende wurde durch Kontraktion der Ringmuskeln vorgeschoben, danach kontrahierten sich die Längsmuskeln, so daß das Vorderende wieder in die Anfangslage gelangte. Diese Vorgänge konnten sich auffallend oft wiederholen; auf diese Weise erfolgten Suchbewegungen in Rückenlage nach allen Richtungen ohne jede Drehung des Vorderendes. Erst nach längeren Suchbewegungen, wie sie in dieser Art am intakten Egel bei Unterlicht zu beobachten waren, erfolgte schließlich Drehen des Vorderendes über die eine Seite, und der Mundsaugnapf sog sich auf der Unterlage fest. Die Form der Umdrehung selbst unterschied sich also nach diesem Eingriff in keiner Weise von der im intakten Zustande beobachteten. Einzig und allein die langanhaltenden Suchbewegungen ohne Drehung des Vorderendes wiesen auf den Eingriff am Centralnervensystem hin.

Wie oben bereits dargelegt, hat man sich vorzustellen, daß infolge der Trennung der beiden Ganglien in ihnen nicht mehr ein einheitlicher Impuls entstehen kann; es ist sogar denkbar, daß gelegentlich antagonistische Impulse auftreten, so daß z. B. vom einen Ganglion eine Umdrehung über die eine Seite, vom anderen eine solche über die andere Seite angestrebt wird. In solchen Fällen würden sie sich also in ihrer Wirkung aufheben. Erst bei Auftreten ungleich starker Impulse würde der kräftigere obsiegen. Bei längerer Beobachtungszeit war keine Bevorzugung einer Seite bei der Umdrehung oder irgendeine sonstige Asymmetrie im Verhalten zu erkennen; es war also nicht das eine Ganglion dem anderen dauernd überlegen.

Nachdem an jedem Versuchstier 200–300 Umdrehungen beobachtet worden waren, betrug das Verhältnis der über die beiden Seiten ausgeführten Umdrehungen jedesmal annähernd 1 : 1. An einzelnen Tagen konnten allerdings leichtere Verschiebungen zugunsten der einen oder anderen Seite auftreten. Zum Beispiel drehte sich ein Exemplar am 7. Tage nach der Operation 21 mal über die rechte, dagegen nur viermal über die linke Seite. Als ich dann am 12. und 13. Tage das Tier

wiederum beobachtete, ergaben sich 27 bzw. 21 Umdrehungen über die rechte und 23 bzw. 29 Umdrehungen über die linke Seite; das Gesamtergebnis dieser beiden Tage war also fast genau 1 : 1. Hingegen lieferte eine am 16 Tage durchgeführte Untersuchung nur drei Umdrehungen über die rechte, wohl aber 22 Umdrehungen über die linke Seite. Neben diesen angeführten extremen Werten wurden noch solche gemessen, die Übergänge zwischen ihnen darstellten. Diese Asymmetrien sind selbstverständlich nicht etwa auf einen ungenauen Eingriff am Centralnervensystem zurückzuführen, da sie in gleicher Stärke in beiden Richtungen auftreten, sondern gehen letzten Endes jeweils auf asymmetrische centralnervöse Impulse zurück.

5. Nach einseitiger Entfernung des Oberschlundganglions bzw. nach einseitiger Durchtrennung des Schlundconnectivs.

Ich kann diese beiden einseitigen Eingriffe am Centralnervensystem, die bei derDarstellung des Gehens und Schwimmens getrennt behandelt werden mußten, hier gemeinsam besprechen, da sich Unterschiede bei der Umdrehbewegung nicht ergaben.

In jeder Beziehung also glich die Umdrehbewegung bei einseitig enthirnten Egeln derjenigen bei Tieren, denen das Schlundconnectiv auf derselben Seite durchtrennt war. Wie beim Schwimmen und vor allem beim Gehen traten nach diesen einseitigen Eingriffen auch bezüglich der Umdrehbewegung weitgehende Asymmetrien in Erscheinung. Die Egel drehten sich, besonders anfangs, vorwiegend über die verletzte Seite um. Da ich bei den vor dem Eingriff angestellten Kontrollversuchen an diesen Tieren eine Bevorzugung der einen Seite nicht hatte feststellen können, so mußte die jetzt vorhandene Asymmetrie des Verhaltens durch den Eingriff am Centralnervensystem hervorgerufen sein. Wie sich die Rotation beim Schwimmen im Verlauf von etwa 4 Wochen verlor, so ging in gleichem Maße die zunächst beobachtete Bevorzugung der operierten Seite verloren.

Welche Beziehungen ergeben sich nun zu den Besonderheiten beim Gehen und Schwimmen?

Nach einseitiger Exstirpation des Oberschlundganglions, wie auch nach einseitiger Durchtrennung des Schlundconnectivs, war beim Schwimmen anfangs eine Rotation mit der intakten Seite voran beobachtet worden. Der Drehsinn dieser Rotation ist der gleiche wie bei der Umdrehung über die operierte Seite; daher müssen beide Asymmetrien des Verhaltens auf die gleiche Ursache zurückgeführt werden. Während des Gehens wurde nach beiden Formen des Eingriffes bei Suchbewegungen das Vorderende in dem Sinne gedreht gehalten, daß die intakte Seite nach vorn bzw. nach abwärts zeigte. Wird der Egel in Rückenlage gebracht, so ist er entsprechend bestrebt, eine Drehung des Vorderendes vor-

wiegend im selben Sinne zu vollziehen, wodurch dann die Bevorzugung der Umdrehung über die verletzte Seite erklärt wäre.

Sobald ich also einen Egel am 7.—8. Tage nach dem Eingriff in Rückenlage brachte, wurde sofort das Vorderende, und zwar meist über die verletzte Seite, in Normallage umgedreht. Die Umdrehung erfolgte dann nach der allgemein bei intakten Egeln beobachteten Form, daß nach Umdrehung des Vorderendes der Mundsaugnapf sich festsog. Daneben kam es vor, daß in Rückenlage lebhaftes Schlagen einsetzte. Hierbei konnte nicht immer eine gleich starke Bevorzugung der verletzten Seite beobachtet werden, da es bei den schlagenden Bewegungen oft mehr dem Zufall überlassen blieb, nach welcher Seite der Egel herumfiel. Deutlich zutage trat sie dagegen nur, wenn während des Schlagens das Hinterende über die intakte Seite in Bauchlage fiel. Der hintere Saugnapf sog sich dann auf der Unterlage fest; das lebhafte Schlagen hörte auf. Jetzt drehte sich das Vorderende über die verletzte Seite in Normallage und wälzte nach Festsaugen des Mundsaugnapfes den ganzen Körper in dieser Richtung herum, nachdem der hintere Saugnapf sich von der Unterlage gelöst hatte. Trotzdem also der Egel schon zur Hälfte über die intakte Seite die Normallage erreicht hatte, bestimmte dann das noch in Rückenlage befindliche Vorderende die endgültige Drehrichtung.

Die häufig wiederkehrende Einseitigkeit wurde jetzt einer genaueren Untersuchung unterzogen. Es wurde täglich in 25 Fällen festgestellt, über welche Seite die Umdrehung erfolgte. Ich habe in Tabelle 4 die Beobachtung einiger Tiere wiedergegeben. Die Zahl der Umdrehungen über die operierte Seite sei stets zuerst genannt. Die ersten Beobachtungen ergaben nur geringe Umdrehungen über die intakte Seite. Nach durchschnittlich 8 Tagen nach Beginn der Beobachtungen trat eine merkliche Verschiebung ein zugunsten der intakten Seite. Es ergab sich aber kein vollkommen gleichmäßiges Steigen der Inanspruchnahme der intakten Seite, sondern mehrmals erfolgten sprunghafte Änderungen. Nach 25—35 Tagen drehten sich die Egel schließlich ebensooft über die intakte wie über die operierte Seite um. Es war also die vorher beobachtete Einseitigkeit vollkommen ausgeglichen, keine Seite wurde mehr bevorzugt. Die noch auftretenden Verschiebungen des Verhältnisses wiesen kein größeres Ausmaß auf als im intakten Zustande. Die vorhandenen Differenzen bezüglich der Ausgleichszeit waren keineswegs auf die Verschiedenheit des Eingriffes zurückzuführen. In den durch die Tabelle wiedergegebenen Versuchen ist bei dem Egel mit einseitig durchschnittenem Schlundconnectiv die Ausgleichszeit kürzer als

Tabelle 4. Ausgleich der Bevorzugung der operierten Seite bei der Umdrehbewegung. Versuchsbeginn am 7. bzw. am 8. und 30. Tage nach der Operation. Durch Unterstreichung ist jedesmal derjenige Tag markiert, an dem zum ersten Male die Zahl der Umdrehungen über die intakte Seite überwog.

Linkes Oberschlundganglion entfernt			Rechtes Schlundconnectiv durchtrennt			Linkes Oberschlundganglion entfernt		
Tag nach der Operation	Operierte Seite	Intakte Seite	Tag nach der Operation	Operierte Seite	Intakte Seite	Tag nach der Operation	Operierte Seite	Intakte Seite
7.	22	3	8.	25	0	30.	23	2
8.	21	4	9.	25	0	32.	20	5
9.	22	3	11.	21	4	33.	19	6
10.	21	4	12.	20	5	34.	20	5
11.	20	5	13.	21	4	35.	23	2
12.	23	2	14.	23	2	36.	18	7
13.	21	4	15.	20	5	38.	17	8
14.	15	10	16.	19	6	39.	19	6
15.	18	7	18.	17	8	40.	16	9
16.	16	9	19.	21	4	42.	17	8
18.	21	4	20.	15	10	43.	11	14
19.	15	10	21.	18	7	44.	11	14
20.	19	6	22.	20	5	45.	16	9
21.	16	9	23.	14	11	46.	9	16
22.	19	6	25.	13	12			
23.	15	10	26.	11	14			
25.	18	7	27.	15	10			
26.	18	7	28.	12	13			
27.	12	13						
28.	9	16						
29.	11	14						
30.	13	12						
31.	12	13						

bei dem einseitig enthirnten; doch war dies keineswegs immer der Fall, sondern nach beiden Methoden ergaben sich sowohl kürzere wie längere Ausgleichszeiten. Es waren also individuelle Unterschiede, die diese Differenzen bewirkten.

Um zu prüfen, ob der Ausgleich der Einseitigkeit lediglich von der Zahl der vollzogenen Umdrehungen abhinge, also durch Übung hervorgerufen sei, ließ ich fünf Egel, von denen drei einseitig enthirnt waren, den restlichen beiden war das Schlundconnectiv der einen Seite durchtrennt, täglich 50 Umdrehungen ausführen; weitere fünf Egel, die in der gleichen Weise operiert waren, machten dagegen nur je 25 Umdrehungen täglich. Wäre also der Ausgleich lediglich eine Ange-

legenheit der Übung, so hätte er bei den ersten fünf Egeln bereits nach 13—18 Tagen eintreten müssen, bei den anderen dagegen erst nach 25—35 Tagen. Bei dem einen der Tiere, die täglich 50 Umdrehungen ausführten, war ein Ausgleich bereits nach 24 Tagen erfolgt; im übrigen stimmten die Ausgleichszeiten beider Versuchsreihen weitgehend überein, sie lagen nahe bei 30 Tagen. Die geringe Verbesserung in der Ausgleichszeit in dem einen Falle ist wohl nicht auf die größere Zahl der vollzogenen Umdrehungen zurückzuführen, sondern als individuell anzusehen.

Würde der Ausgleich allein durch Übung geschehen, so müßte er sich entsprechend verzögern, wenn die Tiere nach der Operation 30 Tage lang zunächst eine Zeit völliger Ruhe durchmachten, um dann erst den Umdrehversuchen unterworfen zu werden. Zu einem solchen Versuch verwandte ich fünf Tiere, an denen in der genannten Weise einseitige Eingriffe am Centralnervensystem vorgenommen wurden. Als Resultat dieser Untersuchungen ergab sich, daß der Ausgleich — von Beginn der Untersuchung an gerechnet — erheblich früher eintrat. Bereits nach höchstens 15 Tagen drehten sich die Egel über beide Seiten gleich häufig um. Der früheste Zeitpunkt, zu dem zum ersten Male die Zahl der Umdrehungen über die intakte Seite überwog, betrug 10 Tage. Auch die Zahl der vollzogenen Umdrehungen, die zum Ausgleich führte, war dementsprechend eine bedeutend geringere. Dieses Ergebnis lehrt, daß die Übung für die Verkürzung der Ausgleichszeit nicht ausschlaggebend sein kann, sondern daß noch ein anderer wesentlicher Faktor mit hineinspielt. Dieser kann nur eine in dem verbliebenen Oberschlundganglion sich vollziehende funktionelle Umstellung sein.

Ich hatte die Bevorzugung der einen Seite beim Umdrehen auf die gedrehte Haltung des Vorderendes zurückgeführt, ebenso die Rotation während des Schwimmens. Beide Erscheinungen waren ebenfalls durchschnittlich nach 3—4 Wochen nur noch sehr selten zu beobachten gewesen. Symmetrisches Verhalten herrschte dann vor. Während dieser Zeit hat also das verbliebene Oberschlundganglion die Funktion des exstirpierten fast vollkommen mit übernommen; den Muskelsystemen fließen vorwiegend wieder symmetrische Erregungen zu. Wenn bezüglich des Gehens die Abweichung zur intakten Seite beibehalten wurde und diese Tendenz selbst noch nach 8 Wochen in den Spurbildern zum Ausdruck kam, so mag das eventuell daran liegen, daß auch diese Zeit für einen Ausgleich noch zu kurz war; wahrscheinlicher aber ist, daß bezüglich des Gehens nicht diese Übernahme von Funktionen erfolgt.

Daß die beobachteten Asymmetrien allein durch den Eingriff am Centralnervensystem hervorgerufen wurden, zeigten Egel in Kontrollversuchen, in denen alle linken bzw. rechten Augen entfernt wurden. Ihr Verhalten bewies, daß der Lichtsinn an den auftretenden Einseitigkeiten keinerlei Anteil hatte. Trotz der weitgehenden Asymmetrie der Lichtreceptoren war ein vollkommen symmetrisches Verhalten festzustellen.

VII. Zusammenfassung.

Durch Exstirpation des Oberschlundganglienpaares kam die von ihm ausgehende hemmende und regulierende Wirkung in Fortfall. Nach der Operation wurden infolgedessen beim Gehen die Suchbewegungen lebhafter und die einzelnen Schritte rascher. Jeder Berührungsreiz wurde durch langandauernde Bewegungen beantwortet. Das auf den Rücken gelegte operierte Tier benötigte zur Wiedergewinnung der Bauchlage durchschnittlich eine erheblich kürzere Zeit als ein intaktes. Während der Suchbewegungen war das Vorderende (ähnlich wie bei *Lumbricus*) erhoben. Durch diese Zwangshaltung erfuhr die Schwimmbahn im freien Wasser eine Beeinflussung derart, daß sie einen senkrecht stehenden Kreis bildete. Der Ausfall des hemmenden Einflusses der Oberschlundganglien machte sich in einer Beschleunigung der einzelnen Schwimmschläge und in einer starken Verlängerung der Schwimmdauer geltend. Infolge der Beeinträchtigung der Spontaneität wurden die Schwimmschläge erheblich gleichmäßiger als vom intakten Tier ausgeführt.

Nach Exstirpation des Unterschlundganglions setzten die Tiere weder spontan noch nach schwacher Reizung zu Such- und Gehbewegungen an. Erst auf starke Reize wurden solche eingeleitet, doch konnten die Egel nicht mehr regelrecht schreiten, da der Mundsaugnapf seine Innervierung eingebüßt hatte. Immerhin erfolgten trotz Ausschaltung der Schlundganglien und des Mundsaugnapfes koordiniert die Kontraktionen der Ring- und Längsmuskeln, und im Zusammenhang mit der Funktion der letzteren trat Loslassen des hinteren Saugnapfes ein; infolgedessen muß das durch v. Uexküll aufgestellte und durch v. Buddenbrock weiter ausgearbeitete Schema der beim Schreiten sich abspielenden centralnervösen Vorgänge abgelehnt werden. Gleichzeitig mit den Such- und Gehbewegungen war auch die Fähigkeit der Würmer beeinträchtigt, sich aus der Rückenlage in Bauchlage zurückzudrehen. Eine dorsale Erhebung des Vorderendes war nicht vorhanden; demnach ist bei enthirnten Egeln das Unterschlundganglion für diese Zwangshaltung verantwortlich. Sowie die Tiere ins Wasser ge-

bracht wurden, begannen sie zu schwimmen. Der einzelne Schwimmvorgang währte, verglichen mit intakten Tieren, abnorm lange; die Schläge erfolgten ebenso gleichmäßig wie bei enthirnten Egeln, dagegen war die Schlagfrequenz nicht eine so hohe wie bei letzteren, sondern im Durchschnitt die gleiche wie bei intakten Individuen.

Einseitig enthirnte Egel wiesen in der Ruhelage eine Körperkrümmung auf, bei der die operierte Seite die konvexe war. Bei den Suchbewegungen wurde die intakte Seite in auffälliger Weise bevorzugt; außerdem hielt in den ersten auf die Operation folgenden Wochen das Versuchstier sein Vorderende derart gedreht, daß die intakte Seite die Unterlage berührte. Beim Gehen kam zumeist eine Abweichung zur intakten Seite zustande; es bestand für den Egel aber auch die Möglichkeit, sich gelegentlich im Bogen nach der operierten Seite fortzubewegen. Das Schwimmen erfolgte auf einer Kreisbahn unter Abweichung zur intakten Seite; diese Locomotionsform konnte in den ersten Wochen nach der Operation einer Rotation mit der intakten Seite voran Platz machen; diese ist auf die gedrehte Haltung des Vorderendes zurückzuführen. Bei Umdrehbewegungen auf einer Unterlage wandten sich die Tiere anfangs vorwiegend über die operierte Seite; im Laufe weniger Wochen aber verschwand diese Asymmetrie. Dieser Ausgleich beruhte nicht so sehr auf allmählicher Übung und Gewöhnung der Tiere, als vor allem auf autonomer funktioneller Umstellung des einen noch verbliebenen Oberschlundganglions.

Einseitige Durchtrennung des Schlundconnectivs erzeugte in der Ruhelage und beim Gehen keine Asymmetrie. Bei Suchbewegungen war in den ersten dem Eingriff folgenden Wochen das Vorderende wie nach einseitiger Enthirnung tordiert. Entsprechend trat während der genannten Zeit beim Schwimmen eine Rotation auf. Bei Umdrehbewegungen verhielten sich die Tiere wie einseitig enthirnte. Die vom Oberschlundganglion entspringenden Impulse konnten also teils von vornherein, teils nach Ablauf weniger Wochen dem übrigen Körper in derselben Weise durch ein einziges Connectiv wie durch die beiden Connective zugeleitet werden.

Durchtrennung der Verbindung zwischen rechtem und linkem Oberschlundganglion stellte zwei voneinander unabhängige höchste Centralbezirke her. Beim Gehen und Schwimmen sowie bei Umdrehbewegung traten Störungen dann ein, wenn die beiden Ganglien einander widersprechende Impulse an die Erfolgsorgane abgaben, wodurch sie ihren Einfluß gegenseitig aufhoben.

Durchtrennung des Bauchmarks an beliebiger Stelle schuf zwei centralnervös vollständig voneinander unabhängige Teile des Tieres, zwischen denen jede Koordination fehlte. Wurde der Bauchstrang unmittelbar vor dem Analganglion durchschnitten, so konnte sich der hintere Saugnapf noch festheften, jedoch geschah dies ohne Zusammenhang mit einer etwa vom Vorderende eingeleiteten Schreitbewegung; während einer derartigen Bewegung des Vordertieres war der vordere Saugnapf noch imstande, sich festzusaugen. Auch dies widerspricht dem v. Uexküllschen Schema. Nach Durchtrennung des Bauchmarks in der Körpermitte vermochten sowohl Vorder- wie Hintertier eine Gehbewegung einzuleiten, ohne daß dieselbe aber jemals zu einer vollständigen wurde. Im Wasser führte das Hintertier häufig, das Vordertier nur selten Schwimmbewegungen aus. Dieser Unterschied beruhte darauf, daß das Vordertier noch dem hemmenden Einfluß der Oberschlundganglien unterstand, das Hintertier jedoch nicht. Nach Exstirpation der Oberschlundganglien war das Vordertier dem Hintertier erheblich an Lebhaftigkeit überlegen und befand sich im Wasser meist in Schwimmtätigkeit.

Durch Exstirpation des Analganglions bei einem im übrigen intakten Tier wurde die Bedeutung dieses Ganglions für den Schwimmvorgang erwiesen. Nach dieser Operation war die Schwimmfähigkeit fast ganz erloschen. Das Schwimmvermögen wurde aber durch darauffolgende Exstirpation der Oberschlundganglien in vollem Umfange wieder hergestellt. Das Tier schwamm dann so ausdauernd wie ein Egel, dem nur dies letztere Ganglienpaar oder auch das Unterschlundganglion genommen war und der das Analganglion noch besaß. Also ist das ohne Zusammenhang mit Schlundganglien und Analganglion befindliche Bauchmark imstande, koordiniertes Schwimmen herbeizuführen; Aufgabe des Analganglions ist es demnach, am unversehrten Tier dem übermächtigen hemmenden Einfluß der Oberschlundganglien die Waage zu halten.

Die Entfernung sämtlicher fünf Augen einer Seite zog keinerlei Asymmetrien des Verhaltens nach sich.

Der Lichtrückenreflex erwies sich als nicht von den Schlundganglien und den fünf durch sie innervierten Augenpaaren abhängig, sondern Bauchmark und Hautlichtsinn genügten, um ihn zustande zu bringen. Der Lichtrückenreflex bewirkte, daß sich im intakten Zustande sowie nach Exstirpation der Oberschlundganglien auf einer von unten belichteten Glasplatte die Umdrehzeiten verlängerten.

Neben dem Lichtrückenreflex konnte ein nicht an ein bestimmtes Sinnesorgan gebundener Schweresinn festgestellt werden; bei entsprechender Versuchsanordnung kam es zu Interferenzen zwischen Lichtrückenreflex und Schweresinn.

Literatur.

Alverdes, F.: Die Frage nach der Ganzheitlichkeit in den Verhaltensweisen der Tiere. Biol. generalis (Wien) **7** (1931). — **Biedermann, W.:** Studien zur vergleichenden Physiologie der peristaltischen Bewegungen. I. Die peristaltischen Bewegungen der Würmer und der Tonus glatter Muskeln. Pflügers Arch. **102** (1904). — **v. Buddenbrock, W.:** Grundriß der vergleichenden Physiologie. Berlin 1928. — **Focke, F.:** Experimente und Beobachtungen zur Biologie des Regenwurms. Z. Zool. **136** (1930). — **Friedländer, B.:** Über das Kriechen der Regenwürmer. Biol. Zbl. **8** (1888). — Beiträge zur Physiologie des Centralnervensystems und des Bewegungsmechanismusses der Regenwürmer. Pflügers Arch. **58** (1894). — **Janzen, R.:** Beiträge zur Nervenphysiologie der Oligochäten. Zool. Jb., Abt. Allg. Zool. u. Physiol. **50** (1931). — **Leuckart, R.:** Die Parasiten des Menschen. 1886—1901. — **Livanow, N.:** Untersuchungen zur Morphologie der Hirudineen. Zool. Jb., Abt. Anat. **19/20** (1904). — **Loeb, J.:** Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer. Pflügers Arch. **56** (1894). — **Maxwell, S.:** Beiträge zur Gehirnphysiologie der Anneliden. Ebenda **67** (1897). — **Steiner:** Funktion des Centralnervensystems wirbelloser Tiere. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl., I. Halbbd. Berlin 1890. — **v. Uexküll, J.:** Studien über den Tonus. III. Die Blutegel. Z. Biol. **46** (1905).

Lebenslauf.

Ich, Erich Schlüter, wurde am 17. Juni 1909 zu Peckfitz (Kreis Gardelegen) als Sohn des Volksschullehrers Wilhelm Schlüter geboren.

Ich bin evangelischen Bekenntnisses und besitze die preußische Staatsangehörigkeit. Nach fünfjährigem Besuch der Volksschule kam ich Ostern 1921 auf das Gymnasium zu Neuhaldensleben, das ich Ostern 1928 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Vom Sommersemester 1928 ab widmete ich mich an der Philipps-Universität zu Marburg dem Studium der Biologie, Chemie und Mathematik.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren und Privatdozenten: Alverdes, v. Auwers, Claussen, Flößner, Grüneisen, Hensel, Jaeck, Krafft, Mahnke, Mattes, Meerwein, Neumann, Nordhausen, Schlieper, Strecker, Thiel, Weigel, Wittig.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.